VISIT…

LANZAROTE Caliente.COM

ISSN-0366-502X

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск 113



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

1979

АКАДЕМИЯ НАУК СССР

ГЛАВНЫЙ БОТАНИЧЕСКИЙ САД

БЮЛЛЕТЕНЬ ГЛАВНОГО БОТАНИЧЕСКОГО САДА

Выпуск 113



ИЗДАТЕЛЬСТВО «НАУКА»

МОСКВА

1979

УДК 58(06)

В выпуске опубликованы принципы устройства экспозиции малораспространенных овощных растений и методика фенонаблюдений в ботанических садах; сообщаются данные о фенологии, интродукции и биоморфологии лекарственных и декоративных растений в Краснодарском крае, в Москве и в горном Дагестане. Публикуются дополнения к флоре советского Дальнего Востока, характеристика облепихи Горно-Бадахшанской АО, обсуждаются таксономические признаки у Thymus и некоторых видов Ulmus, приводятся данные о новых и редких видах Приморья. Характеризуются структурные особенности сортов ириса, различных по устойчивости к фузариозу, анатомия семенной кожуры и древесины декоративных древесных растений, кариотипы в роде Clematis, эмбриологические процессы у Ficus, Bunias и тетраплоидной ржи при отдаленной гибридизации, обсуждается значение межвидовой гибридизации как метода интродукции. Помещена информация о международной конференции, посвященной роли ботанических садов в сохранении редких и исчезающих растений (Англия), рецензируется книга Э. С. Терехина «Паразитные цветковые растения».

Выпуск рассчитан на работников ботанических садов и любителей природы.

Ответственный редактор

академик Н. В. Цицин

Редакционная коллегия:

А. В. Благовещенский, В. Н. Былов, В. Ф. Вергилов, В. Н. Ворошилов, И. А. Иванова, Г. Е. Капинос (отв. секретарь), *З. Е. Кузьмин, П. И. Лапин* (зам. отв. редактора), *Л. И. Прилипко, Ю. В. Синадский, А. К. Скворцов*

Б $\frac{21006-304}{055(02)-79}$ 569—79 Кн. 2. 2004000000 © Издательство «Наука», 1979 г.

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

МЕТОДИКА ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ В БОТАНИЧЕСКИХ САДАХ СССР

В 1975 г. Совет ботанических садов СССР издал под редакцией П. И. Лапина брошюру «Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР», которая была подготовлена коллективом авторов: М. С. Александровой, Н. Е. Булыгиным, В. Н. Ворошиловым, Р. А. Карписоновой, Л. С. Плотниковой, Л. А. Фроловой, Н. В. Шкутко.

В брошюре подробно описывалась методика фенологических наблюдений за древесными (лиственными и хвойными) и травянистыми растениями в условиях ботанических садов.

Изданная тиражом в 250 экземпляров «Методика» была разослана в ботанические сады, нашла там широкое применение и в настоящее время стала библиографической редкостью. Между тем в связи с дальнейшим расширением работ по интродукции растений и привлечением к этой проблеме новых отрядов специалистов в Совет ботанических садов поступают многочисленные запросы на это методическое пособие. Поэтому редакция «Бюллетеня Главного ботанического сада» по просьбе Совета печатает данную статью, в которой приводится несколько сокращенный текст изданной ранее методики при полном сохранении основных ее положений и рекомендаций.

ОРГАНИЗАЦИЯ ФЕНОЛОГИЧЕСКИХ НАБЛЮДЕНИЙ

Фенологические наблюдения имеют научную и практическую ценность, если они проводятся систематически, по единой методике.

По предлагаемой системе наблюдатель в определенную дату фиксирует в журнале фенологическую формулу, характеризующую состояние вегетативных и генеративных органов изучаемого растения. При этом отражается не какая-либо одна фаза развития, а все фазы, имеющиеся в наличии.

Для комплексной оценки сезонного развития растения в целом по каждой наблюдаемой фенофазе отмечают количественные показатели фенофазы, устанавливая их путем визуального учета числа органов, вступающих в фенофазу в пределах растения. Количественные показатели записывают цифрами перед условными обозначениями фенофазы: 1 — в дни, когда в данную фенофазу вступает менее 50% органов; 2 — в фенофазу вступает свыше 50% органов. При наблюдениях за большим числом видов это очень важно.

Выбирается не менее пяти модельных растений каждого вида. Образцы разного возраста и происхождения наблюдаются отдельно, чтобы отразить внутривидовую фенологическую гетерогенность. Тщательный учет такой фенологической гетерогенности очень важен при работе с интродуцированными растениями, так как даже незначительные изменения ритма се-

зонного развития могут отражать различную адаптационную способность растений к новым условиям.

В период вегетации растений фенологические наблюдения проводятся не реже двух раз в неделю в течение не менее 5 лет.

Понимая под фенологическими фазами внешние проявления сезонных изменений растения, рекомендуется отмечать следующие из них.

ТРАВЯНИСТЫЕ РАСТЕНИЯ

Фенология вегетативных надземных побегов

$В^1$ — начало весеннего отрастания. За начало весеннего отрастания принимается дата обособления из почек листьев или бутонов (у растений, почки возобновления которых зимуют над поверхностью почвы) или выход ростков на поверхность (у растений, почки возобновления которых зимуют ниже поверхности почвы).

$В^2$ — развертывание листьев. Момент, когда листовая пластинка приняла присущую ей форму, но не достигла еще нормального размера.

$В^3$ — окончание роста побегов, т. е. время окончания нарастания стебля и роста листьев.

$Л^1$ — отмирание листьев. За начало отмирания листьев принимается дата появления первых изменивших окраску или усохших листьев.

$Л^2$ — полное отмирание листьев. Эта фаза является окончанием вегетации у всех видов, кроме зимнезеленых, у которых она отмечается весной.

У растений с зимующими листьями за конец вегетации принимается дата установления снежного покрова.

Фенология генеративных побегов

Б — появление бутонов. Отмечается дата, когда почечные чешуи расходятся и бутон можно разглядеть невооруженным глазом.

$Ц^1$ — начало цветения. Раскрытие первого цветка на растении (или в образце).

$Ц^2$ — конец цветения. Опали (или засохли) последние цветки.

$Пл^1$ — завязывание плодов. Плоды становятся заметными, но они еще не достигли зрелости.

$Пл^2$ — плоды созрели, начинается осыпание семян (или их растаскивание насекомыми).

В качестве примера приводим запись фенологических наблюдений за *Allium ursinum* L., сделанную 5.VI. 1974 г.; $2В^3$ Б $1Ц^1$, которая расшифровывается следующим образом: большинство листьев окончило рост, на растении имеются бутоны и меньше 50% бутонов расцвели.

Кроме перечисленных наблюдений рекомендуется в фенологический журнал заносить еще следующие факты, связанные с сезонными явлениями: М — повреждение растения весенними или осенними заморозками; Р — появление надземных органов вегетативного возобновления (усов, корневых отпрысков и т. п.); С — появление самосева.

На основании полученных данных при проведении камеральной обработки устанавливаются следующие характеристики.

Длительность вегетации — время жизнедеятельности растения от весеннего отрастания ($В^1$) до конца вегетации ($Л^2$). У растений с зимующими листьями границами периода вегетации можно условно считать даты схода и появления снежного покрова.

Длительность роста — период времени между началом весеннего отрастания побегов ($В^1$) и концом роста побегов ($В^3$).

Феноритмотип определяется сроками жизни надземной части растений ($В^1$ — $Л^2$).

Длительность цветения — период времени между началом ($Ц^1$) и концом цветения ($Ц^2$).

ХВОЙНЫЕ РАСТЕНИЯ

Наблюдения за вегетативными побегами

Пб[1] — набухание вегетативных почек.
Пб[2] — распускание почек.
Пб[3] — начало роста побегов.
Пб[4] — окончание роста побегов.
О[1] — одревеснение основания побегов.
О[2] — полное одревеснение побегов.
Л[1] — начало обособления хвои.
Л[2] — полное обособление хвои.
Л[3] — осеннее пожелтение хвои.
Л[4] — опадение хвои или веток.
Пч — образование зимней верхушечной почки.

Наблюдения за генеративными побегами

Ц[1] — набухание генеративных почек.
Ц[2] — распускание генеративных почек.
Ц[3] — обособление мужского и женского колосков.
Ц[4] — начало пыления.
Ц[5] — конец пыления.
Пл[1] — смыкание семенных чешуй, формирование шишки.
Пл[2] — изменение окраски шишкоягод и опробковение наружных чешуй шишек.
Пл[3] — полное созревание шишек и шишкоягод.
Пл[4] — рассеивание семян.

Диагностика фенологических фаз

Развитие вегетативных органов

Пб[1] — набухание вегетативных почек. Почки увеличиваются и освобождаются от смоляного покрова, наблюдается разрыхление и отворачивание наружу покровных чешуй и изменение окраски почки.

Пб[2] — распускание вегетативных почек. Фаза начинается с момента освобождения молодой хвои от почечных покровов (опробковевших или пленчатых).

Пб[3] — начало роста побегов (за начало этой фазы условно принимается дата распускания почек).

Пб[4] — окончание роста побегов. Определяется прекращением линейного прироста побегов. Точно установить дату окончания роста побегов можно только путем регулярного замера их длины. При измерениях побегов через определенный промежуток времени (раз в неделю) за окончание роста условно принимается дата, после которой прирост прекратился. После этого производятся два-три контрольных измерения.

О[1] — одревеснение основания побегов, О[2] — полное одревеснение побегов. Определяется по образованию на них защитной пробковой ткани, отличающейся от эпидермы в большинстве случаев более темной однородной окраской и одинаковой плотностью по всей длине.

Л[1] — начало обособления хвои; фаза фиксируется по расхождению верхушек хвои.

Л[2] — полное обособление хвои; фаза начинается, когда растущие молодые хвоинки перестают соприкасаться друг с другом по всей длине.

Л[3] — осеннее пожелтение хвои свидетельствует об окончании вегетации и переходе растений в состояние зимнего покоя.

Л[4] — опадение хвои; фаза начинается вскоре после появления пожелтевших хвоинок и продолжается до поздней осени или до весны. Начало фазы устанавливается по наличию опавшей хвои под деревом.

Пч — образование зимней верхушечной почки. Почка достигает нормальной величины, чешуи пробковеют, становятся коричневыми или бурыми и покрываются смолой.

Развитие генеративных органов

Ц^1 — набухание почек; фиксируется по мужским почкам (Ц^1 ♂), так как они расположены в кроне ниже, чем женские, и морфологически яснее отличаются от вегетативных почек. Признаки фазы: изменение окраски и увеличение почек.

Ц^2 — распускание генеративных почек; отмечается дата, когда стробилы начинают освобождаться от пленчатых почечных покровов.

Ц^4 — начало пыления (высыпание пыльцы при встряхивании ветвей).

Ц^5 — конец пыления (прекращение пыления всех колосков). Яркие тона в окраске мужских стробил исчезли. По женским стробилам конец этой фазы (♀) определяется смыканием кроющих и семенных чешуй.

Пл^1 — формирование шишки или смыкание семенных чешуй: края семенных чешуй женских стробил плотно смыкаются друг с другом. Яркие тона в окраске женских стробил исчезают, семенные чешуи начинают разрастаться.

Пл^2 — начало созревания шишек и шишкоягод. У шишек, прекративших рост, семенные чешуи начинают одревесневать и покрываться смолой, изменяется окраска.

Пл^3 — полное созревание шишек (шишкоягод): большинство шишек и шишкоягод приняли консистенцию и окраску, свойственную зрелым шишкам.

Пл^4 — рассеивание семян, опадение первых зрелых шишкоягод, шишек.

В качестве примера приводим запись фенологических наблюдений за *Larix leptolepis* Gord., сделанную 25.VI.1974 г.: 2Пб^{2}1Ц^4, которая расшифровывается следующим образом: бóльшая часть вегетативных почек распустилась, начали пылить некоторые мужские колоски, на женских стробилах появились капельки жидкости.

ЛИСТВЕННЫЕ ДРЕВЕСНЫЕ РАСТЕНИЯ

Наблюдения за вегетативными побегами

Пч^1 — набухание почек.

Пч^2 — разверзание (раскрывание) почек.

Пб^1 — начало линейного роста побегов.

О^1 — частичное одревеснение побегов.

О^2 — полное одревеснение побегов.

Л^1 — обособление листьев (облиствение).

Л^2 — листья имеют свойственную им форму, но не достигли нормального размера.

Л^3 — завершение роста и вызревания листьев.

Л^4 — расцвечивание отмирающих листьев.

Л^5 — опадение листьев.

Наблюдения за генеративными побегами

Ц^1 (♂, ♀) — набухание почек.

Ц^2 (♂, ♀) — разверзание почек.

Ц^3 (♂, ♀) — бутонизация.

Ц^4 (♂, ♀) — начало цветения.

Ц^5 (♂, ♀) — окончание цветения.

Пл^1 — завязывание плодов.

Пл^2 — незрелые плоды достигли размеров зрелых.

Пл^3 — созревание плодов.

Пл^4 — опадение зрелых плодов или высыпание из них семян.

Диагностика фенологических фаз

Развитие вегетативных органов

Пч^1 — набухание почек. У растений с почками, покрытыми двумя чешуями или более, между краями наружных опробковевших чешуй появляются светлые полоски. У растений с «голыми» почками, покрытыми

густо опушенными чешуевидными листочками, наблюдается расхождение кончиков чешуевидных листочков.

$Пч^2$ — разверзание или раскрывание почек. Фенофаза устанавливается по появлению из-под расходящихся или разрываемых зачаточным побегом почечных чешуй зеленого конуса (кончиков) листьев. Эта фаза принимается за начало вегетации древесных растений.

$Пб^1$ — начало линейного роста побегов. Фенофазу наблюдают на побегах, вырастающих из верхушечных почек удлиненных побегов прошлого года.

$Пб^2$ — окончание линейного роста побегов. Показателем окончания роста побегов является развертывание последних листьев и заложение терминальной почки.

$О^1$ — опробковение оснований побегов. Фазу отмечают по образованию в базальной части ростовых побегов коркового слоя.

$О^2$ — опробковение ростовых побегов по всей длине; зеленая окраска растущих побегов сменилась окраской, присущей зрелым побегам данного вида растения.

$Л^1$ — обособление листьев (облиствение побегов). Фазу отмечают после разверзания почек, когда листовые пластинки еще свернуты или сложены.

$Л^2$ — листья полностью обособились. Листовые пластинки развернуты, приняли присущую им форму, но не достигли нормального размера.

$Л^3$ — завершение роста и вызревание листьев. Фазу отмечают при появлении в кроне листьев нормальной величины с распрямленными листовыми пластинками и окраской, присущей наблюдаемому виду или форме растений.

$Л^4$ — расцвечивание листьев. Фазу отмечают при появлении в кроне листьев, полностью расцвеченных в осенние тона.

$Л^5$ — опадение листьев.

Развитие генеративных органов

$Ц^1$ — набухание цветочных почек. Фазу отмечают, руководствуясь признаками, указанными ранее для вегетативных почек.

$Ц^2$ — разверзание репродуктивных почек. Фенофазу устанавливают по появлению из-под разошедшихся почечных чешуй верхушек зачаточных соцветий одиночных цветков.

$Ц^3$ — бутонизация. Фенофазу отмечают в период обособления в соцветиях или на побегах бутонов.

$Ц^4$ — начало цветения. У растений с развитым околоцветником венчик полностью раскрылся.

$Ц^5$ — окончание цветения. У видов с развитым околоцветником лепестки завяли, чашелистики опали или засохли.

$Пл^1$ — завязывание плодов. Фенофазу отмечают по явно видимому увеличению размеров завязи.

$Пл^2$ — незрелые плоды достигли величины зрелых.

В случае массового опадения незрелых плодов регистрируют периоды опадения и указывают его вероятные причины.

$Пл^3$ — созревание плодов. Общими признаками их зрелости являются: достижение размеров, формы, окраски и консистенции, присущих зрелым плодам.

$Пл^4$ — опадение зрелых плодов или высыпание из них семян.

В качестве примера приводим запись фенологических наблюдений за *Spiraea densiflora* Nutt., сделанную 17.V.1974 г.: $2Л^2 2Пб^1 1Ц^1$, которая расшифровывается следующим образом: большинство листьев полностью обособилось из почки, больше половины побегов дали линейный прирост, на растении появились бутоны.

РЕКОМЕНДУЕМАЯ ЛИТЕРАТУРА

Бейдеман И. Н. Изучение фенологии растений.— В кн.: Полевая геоботаника. М.: Л.; Изд-во АН СССР, 1960, т. 2, с. 333—368.

Борисова И. В. Сезонная динамика растительных сообществ.— В кн.: Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972, т. 4, с. 5—94.

Булыгин Н. Е. Дендрология. Фенологические наблюдения над хвойными породами. Л.: Ленинградская с.-х. академия им. Кирова, 1974.

Елагин И. Н. Методика определения фенологических фаз у хвойных.— Бот. журн., 1961, т. 46, № 7, с. 984—993.

Карписонова Р. А. Методика фенологических наблюдений за травянистыми многолетниками в отделе флоры СССР ГБС АН СССР. М.: ГБС АН СССР, 1972, ВИНИТИ (деп. № 5494-73).

Лапин П. И. Об организации централизованного учета коллекционных фондов ботанических садов СССР. М.: ГБС АН СССР, 1972, ВИНИТИ (деп. № 5459-73).

Плотникова Л. С. Методика фенологических наблюдений за интродуцированными древесными растениями. М.: ГБС АН СССР, 1972, ВИНИТИ (деп. № 5459-73).

Соколов С. Я. Фенологическая программа № 1 в «Обращении к учреждениям и лицам, ведущим фенологические наблюдения за растениями». Л.: БИН АН СССР, ГО СССР, 1957.

Шкутко Н. В., Александрова М. С., Фролова Л. А. К методике фенологических наблюдений над хвойными растениями в ботанических садах.— Бюл. Глав. бот. сада, 1974, вып. 91, с. 8—14.

Шнелле Ф. Фенология растений. Л.: Гидрометеоиздат, 1961.

ЭКСПОЗИЦИЯ МАЛОРАСПРОСТРАНЕННЫХ ОВОЩНЫХ РАСТЕНИЙ В ЦЕНТРАЛЬНОМ СИБИРСКОМ БОТАНИЧЕСКОМ САДУ

Л. П. Тропина

Создание экспозиции, соответствующей поставленной цели, является наиболее важным вопросом при выборе системы размещения растений. При демонстрации растений, полезных для человека, необходимо представить, по мнению В. Н. Ворошилова [1], такие системы, которые определили бы растения по конечному результату их применения в производстве. Весь растительный фонд предлагается распределить на группы, объединяющие растения по сходному применению (лекарственные, прядильные, красильные). Все полезные растения в Главном ботаническом саду АН СССР, например, распределены на пять групп [1]; одна из них объединяет пищевые растения (мучнистые, крупяные, сахаристые, масличные, овощные, бахчевые, десертные, пряные, вкусовые и витаминные).

Усовершенствованная классификация овощных растений [2], основанная на жизненных формах, подразделенных на травянистые поликарпики и монокарпические травы, с классами и подклассами с учетом специфики сезонного развития внутренней и внешней структуры органов, исторически возникших в определенных почвенно-климатических условиях, с учетом приспособленности растений к этим условиям, не отражает основную идею создания экспозиции по отдельным группам растений.

Общие положения, касающиеся принципов построения экспозиций, были позднее конкретизированы до родовых комплексов и видов растений. Примером тому являются оригинально разработанные экспозиции по капусте, томатам, картофелю, льну, подсолнечнику и конопле [3—7], отражающие их эволюцию от дикорастущих видов до новых перспективных сортов, а также методы получения последних.

На коллекционном участке овощных растений Центрального сибирского ботанического сада мы применили принципы устройства экспозиции, разработанные в отделе культурных растений ГБС АН СССР по томатам, капусте и картофелю, дополняя экспозицию сортами, районированными в Сибири.

На коллекционном участке овощных растений нами собрано более 120 видов и 500 сортов и форм; необходимо было систематизировать такую большую коллекцию. Из коллекции выделили группу малораспространенных растений, в которую вошло много различных по биологическим и пищевым достоинствам, по применению и способам возделывания видов однолетних и многолетних растений; эти растения в основном употребляются в пищу в свежем виде в качестве салатных овощей: листовые и кочанные салаты, шпинат, укроп, петрушка, сельдерей, пастернак, мангольд, листовая капуста, спаржа, ревень, щавель и многолетние луки.

Эта группа овощей содержит большое количество витаминов (A, C, P, B, PP_1, P_2, K), углеводов, белков, органических кислот, минеральных солей и ароматических эфирных масел. Благоприятное сочетание питательных и вкусовых веществ дает право отнести их к растениям, пригодным для детского и диетического питания. Кроме того, они обладают лечебными свойствами и издавна применяются в качестве лекарственных растений.

Однако, несмотря на высокую ценность зеленных растений, их выращивание и потребление крайне ограничено, поэтому они и объединяются в группу малораспространенных. Годовая норма потребления зеленных овощей, по данным Института питания, составляет около 20 кг на человека, но удовлетворяется она в условиях Московской обл. только на одну треть [8].

Одним из путей увеличения производства и потребления зеленных растений является широкое ознакомление с ними специалистов сельского хозяйства и населения путем демонстрации растений на специально созданных экспозиционных участках и приготовления из них различных блюд в местах общественного питания, проведения бесед и консультаций по радио, телевидению и через печать.

Л. Л. Еременко и В. А. Комиссаров [8] делят зеленные растения на многолетние и однолетние.

Н. Г. Василенко [9] приводит довольно полный перечень малораспространенных растений, объединенных в четыре группы: 1) однолетние зеленные овощные растения салатного назначения, включая сюда физалис, сахарную кукурузу, фасоль, горох и бобы; 2) двухлетние и многолетние овощные растения (салатные растения и многолетние луки); 3) однолетние пряные; 4) двухлетние и многолетние пряные растения.

Ю. И. Муханова [10] к зеленным овощам относит также однолетние капусты и многолетние растения.

При разработке экспозиции малораспространенных овощных растений нами была привлечена группа зеленных (салатных) растений, а за основу взята группировка растений по Н. Г. Василенко [9], с учетом технологии их возделывания и применения в пищу.

С учетом имеющихся литературных данных [11—14] и наших наблюдений экспозиция малораспространенных растений салатного назначения построена нами в ботаническом саду по следующему плану.

I. Листовые овощные растения салатного назначения: а) однолетние (11 видов, 12—18 сортов), б) двухлетние (четыре вида, шесть сортов), в) многолетние (девять видов, десять сортов),

II. Пряноароматические: а) однолетние (семь видов), б) двухлетние (три вида, восемь сортов), в) многолетние (11 видов).

III. Корневищные (многолетние, три вида).

В экспозицию включены некоторые дикорастущие растения, отнесенные нами в группы листовых и пряноароматических многолетников: борщевик рассеченный и сибирский, дудник лесной, дягиль, мята перечная, хмель,

хрен луговой, репейник (лопух большой), крапива двудомная и свербига обыкновенная. Всего в экспозиции представлено 48 видов и около 40 сортов овощных растений. Каждый вид и сорт занимает площадь 2—5 м² без повторений.

За всеми образцами в течение пяти лет (1970—1974 гг.) вели наблюдения: изучали ритм роста и развития, производили оценку пищевых достоинств растений.

Конфигурация участка, на котором представлена экспозиция, треугольная; он разделен центральной дорожкой (трехметровой ширины) с входной площадкой и декоративным оформлением, а также боковыми дорожками метровой ширины. Многолетние и высокорастущие растения размещены по краям участка, все однолетние растения сконцентрированы в одном месте для удобства ухода и декоративности участка. Планировочно-архитектурное решение экспозиции малораспространенных овощных растений разработано совместно с научным сотрудником лаборатории рекреационных лесов и лесопарков ЦСБС СО АН СССР Т. Н. Кормачевой.

Ежегодно проводятся профилактические мероприятия против болезней и вредителей. Богатая видовая и сортовая коллекция малораспространенных овощных растений Центрального сибирского ботанического сада вызывает огромный интерес у посетителей и является базой для более глубоких исследований.

Далее перечисляются малораспространенные овощные растения, представленные в экспозиции Центрального сибирского ботанического сада.

I. ЛИСТОВЫЕ ОВОЩНЫЕ РАСТЕНИЯ

а) *Однолетние*. Салат (*Lactuca sativa* L.), листовые сорта (*L. s.* var. *secalina* Alef.) (шесть — восемь сортов), кочанные сорта (*L. s.* var. *capitata* L.) (два — три сорта); полевой салат [*Valerianella locusta* (L.) Betcke]; кресс-салат посевной (*Lepidium sativum* L.), разновидность: узколистный; горчица салатная (*Brassica juncea* var. *crispifolia* Baily); капуста пекинская (*B. pekinensis* Rupr.); капуста брокколи (*B. cauliflora* subsp. *simplex* Lizg.); шпинат (*Spinacia oleracea* L.) (два — три сорта); лебеда садовая (*Atriplex hortensis* L.); портулак огородный (*Portulaca oleracea* L.); чернушка посевная (*Nigella sativa* L.); амарант (щирица метельчатая) (*Amaranthus paniculatus* L.). Всего 11 видов, четыре разновидности и 12—18 сортов.

б) *Двухлетние*. Цикорий салатный (*Cichorium endivia* L.) (два сорта), разновидности: эндивий, эскариол; скорцонер (*Scorzonera hispanica* L.); овсяной корень (*Tragopogon porrifolius* L.); мангольд (*Beta vulgaris* subsp. *cicla* L.), разновидности: красночерешковый и зеленочерешковый. Всего четыре вида, четыре разновидности и два сорта.

в) *Многолетние*. Ревень: алтайский (*Rheum altaicum* L.), компактный (*R. compactum* L.), волнистый (*R. undulatum*) (четыре сорта); щавель обыкновенный (*Rumex acetosa* L.), сорта: 'Бельвильский', 'Майкопский', 'Крупнолистый', щавель аройниколистный и пирамидальный (*R. arifolius* All., *R. thyrsiflorus* Fingerh.); спаржа (*Asparagus officinalis* L.) (три сорта); крапива двудомная (*Urtica dioica* L.); свербига восточная (дикая редька (*Bunias orientalis* L.). Всего девять видов и десять сортов.

II. ПРЯНОАРОМАТИЧЕСКИЕ РАСТЕНИЯ

а) *Однолетние*. Укроп пахучий (*Anethum graveolens* L.); фенхель обыкновенный (*Foeniculum vulgare* Mill.); огуречная трава (*Borrago officinalis* L.); кервель обыкновенный (*Anthriscus cerefolium* var. *vulgare* Thell); кориандр посевной (*Coriandrum sativum* L.); чабер садовый (*Satureja hortensis* L.); базилик обыкновенный, огородный (*Ocimum basilicum* L.). Всего семь видов.

б) *Двухлетние.* Сельдерей пахучий (*Apium graveolens* L.), разновидности: корневой (*A. g.* var. *rapaceum* Mill.) (один сорт), черешковый салатный (*A. g.* var. *dulce* Mill.) (один сорт), листовой (*A. g.* var. *secalinum* A.) (один сорт); петрушка огородная [*Petroselinum crispum* (Mill.) Nym.], разновидности: корневая (*P. c.* subsp. *microcarpum* Mazk.) (два сорта), листовая (*P. c.* subsp. *macrocarpum* Mazk.) (два сорта); пастернак посевной (*Pastinaca sativa* L.) (один сорт). Всего три вида и восемь сортов.

в) *Многолетние.* Эстрагон (*Artemisia dracunculus* L.); душица обыкновенная (*Origanum vulgare* L.); иссоп лекарственный (*Hyssopus officinalis* L.); тимьян обыкновенный (*Thymus vulgaris* L.); борщевик рассеченный (*Heracleum dissectum* Ledeb.), борщевик сибирский (*H. sibiricum* L.); дудник лесной [*Angelica sylvestris* L.); дегиль (*Archangelica officinalis* Hoffm.); мята перечная (*Mentha piperita* L.); хмель обыкновенный (*Humulus lupulus* L.). Всего 11 видов.

III. КОРНЕВИЩНЫЕ

Хрен обыкновенный (*Armoracia rusticana* Gaertn., Mey. et Scherb.), хрен луговой (*A. sisymbrioides* Altu); репейник (лопух большой) (*Arctium lappa* L.). Всего три вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ворошилов В. Н.* О принципах устройства экспозиции полезных растений природной флоры.— Бюл. Глав. бот. сада, 1951, вып. 10, с. 36—43.
2. *Тараканов Г. И.* О жизненных формах овощных растений и их эволюции.— Докл. ТСХА, 1965, вып. 114, с. 83—98.
3. *Перлова Р. Л.* Опыт показа эволюции картофеля в ГБС.— Бюл. Глав. бот. сада, 1952, вып. 14, с. 50—53.
4. *Перлова Р. Л.* Принципы экспозиции овощных культур.— Бюл. Глав. бот. сада, 1950, вып. 7, с. 14—19.
5. *Перлова Р. Л.* Показ эволюции томатов и капусты.— Бюл. Глав. бот. сада, 1953, вып. 16, с. 9—13.
6. *Перлова Р. Л.* Показ в ГБС мичуринских методов создания новых сортов овощных культур.— Бюл. Глав. бот. сада, 1955, вып. 23, с. 37—42.
7. *Константинов Н. Н., Кантор Т. С.* Опыт устройства экспозиции технических растений в ГБС.— Бюл. Глав. бот. сада, 1952, вып. 14, с. 46—49.
8. *Еременко Л. Л., Комиссаров В. А.* Многолетние и зеленые овощи. Новосибирск: Кн. изд-во, 1955.
9. *Василенко Н. Г.* Малораспространенные овощи и пряные растения. М.: Сельхозгиз, 1962.
10. *Муханова Ю. И.* Зеленные овощи. М.: Московский рабочий, 1975.
11. *Ипатьев А. Н.* Видовое разнообразие овощных растений.— Труды БСХА, 1957. т. 24, вып. 2, с. 37—57.
12. *Верещагин В. И., Соболевская К. А., Якубова А. И.* Полезные растения Западной Сибири. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1959.
13. *Тюрина Е. В., Гуськова И. Н., Шохина Н. К.* Пряновкусовые растения. Новосибирск: Западно-Сибирское кн. изд-во, 1977.
14. *Тропина Л. П.* Зеленные растения. Новосибирск: Западно-Сибирское кн. изд-во, 1978.

Центральный сибирский ботанический сад
СО Академии наук СССР
Новосибирск

ФЕНОЛОГИЯ СИГЕЗБЕКИИ ВОСТОЧНОЙ В КРАСНОДАРСКОМ КРАЕ

Е. Ф. Петрова

Сигезбекия восточная (*Siegesbeckia orientalis* L.) — сем. астровые — однолетнее травянистое растение с прямостоячим тупогранистым стеблем и супротивными побегами второго и третьего порядков. Распространена в районах Крыма и Кавказа, Дальнего Востока и Средней Азии.

В наших многочисленных экспедициях за многие годы это растение встречалось очень редко в буково-грабовых лесах среднего горного пояса на Северном Кавказе.

Сигезбекия восточная, широко применяемая в зарубежной народной медицине, перспективна как растение, обладающее противоопухолевой активностью [1—4]. С лекарственной целью используют надземную часть растения.

На сырье, необходимое для химических и фармакологических исследований, сигезбекия выращивается в коллекционном питомнике Северо-Кавказской зональной опытной станции Всесоюзного научно-исследовательского института лекарственных растений (Северо-Кавказская ЗОС ВИЛР), где и проводились фенологические наблюдения за растениями.

Северо-Кавказская зональная опытная станция расположена в 35 км северо-восточнее г. Краснодара на третьей надпойменной террасе р. Кубани. Климат территории умеренно теплый, достаточно влажный. Среднегодовое количество осадков — 600—650 мм. Максимум их выпадает летом и зимой. Всего за вегетационный период выпадает 438 мм осадков, т. е. 2/3 годового количества. Количество осадков по месяцам (особенно в летний период) подвержено большим колебаниям. Дожди выпадают часто в виде ливней.

Среднегодовая температура 11,3°. Наиболее низкая температура наблюдается в январе, в остальные зимние месяцы преобладает плюсовая температура. Заморозки обычно наблюдаются в конце сентября — начале октября, а весной могут продолжаться до мая. Период без заморозков составляет 170—190 дней. Постоянный снежный покров зимой держится 20—30 дней, а почва промерзает на глубину 10—30 см. Вегетационный период с температурой выше 5° продолжается 220—240 дней. Сумма положительных температур за этот период составляет 3500°. Почвенный покров представлен выщелоченными черноземами.

Еще в 1793 г. сигезбекию восточную выращивали в коллекциях Петербургского ботанического сада [4], где она нормально развивалась и плодоносила.

В коллекционном питомнике Северо-Кавказской ЗОС ВИЛР сигезбекию выращивают с 1960 г. Ежегодно проводят фенологические наблюдения за всей группой растений.

Для большей достоверности фенологических данных фенонаблюдения в 1976 и 1977 гг. проводили за 30 фиксированными растениями сигезбекии. Дату наблюдений по каждому растению регистрировали отдельно, а при дальнейшей обработке данных вычисляли среднюю фенодату, используя методику, предложенную Г. Н. Зайцевым [5]. Средние фенопоказатели за 1976 и 1977 гг. приведены в таблице. Там же по некоторым фазам развития приведены средние показатели многолетних наблюдений.

Средние показатели фенодат 1977 г. были очень близкими к средним показателям фенодат 1976 г., а в некоторых случаях и к средним многолетним. Несколько более продолжительной в 1977 г. была фаза проростков, по-видимому, из-за снижения температуры воздуха во второй и третьей декадах апреля.

Фаза развития растений	Средние фенодаты за 1976 г.	Коэффициент вариации	Средние фенодаты за 1977 г.	Коэффициент вариации	Средние многолетние фенодаты (1963—1977 гг.)	Коэффициент вариации
Посев в грунт	2.IV		24.III		1.IV±2	24
Появление проростков	16.IV±0,3	3,8	9.IV±0,1	1,4	28.IV±3	19
Появление первой пары настоящих листьев	27.IV±0,3	2,5	30.IV±1,1	9,7	8.V±5	20
Появление второй пары настоящих листьев	10.V±0,4	3,0	9.V±0,79	6,1	—	—
Бутонизация						
начало	24.VI±1,0	6,0	23.VI±1,4	6,7	18.VI±4	13
массовая	27.VI±0,8	3,0	28.VI±1,2	5,5	25.VI±2	5
Цветение						
начало	1.VII±2,0	6,0	2.VII±1,5	6,6	29.VI±2	7
массовое	6.VII±2,0	6,0	8.VII±1,6	6,8	12.VII±2	6
конец	7.VIII±1,0	4,0	18.VIII±1,4	4,3	—	—
Завязывание семян						
начало	4.VII±2,0	6,0	9.VII±1,1	4,6	—	—
массовое	25.VII±0,7	2,0	13.VII±1,5	5,8	—	—
Созревание семян						
начало	20.VII±1,0	3,0	19.VII±1,2	4,5	6.VIII±5	10
массовое	4.VIII±0,5	1,5	16.VIII±0,7	2,1	21.VIII±5	9
Рассеивание семян						
начало	27.VII±1,0	3,0	21.VII±1,5	5,5	—	—
массовое	6.VIII±1,0	3,0	19.VIII±0,7	2,0	24.VIII±10	19
Появление осенней окраски у листьев	10.VIII±2,0	5,0	10.VIII±1,1	3,8	—	—
Массовое отмирание листьев	4.IX±1,5	4,0	24.IX±1,1	2,8	—	—
Полное отмирание растений	16.X		21.X			

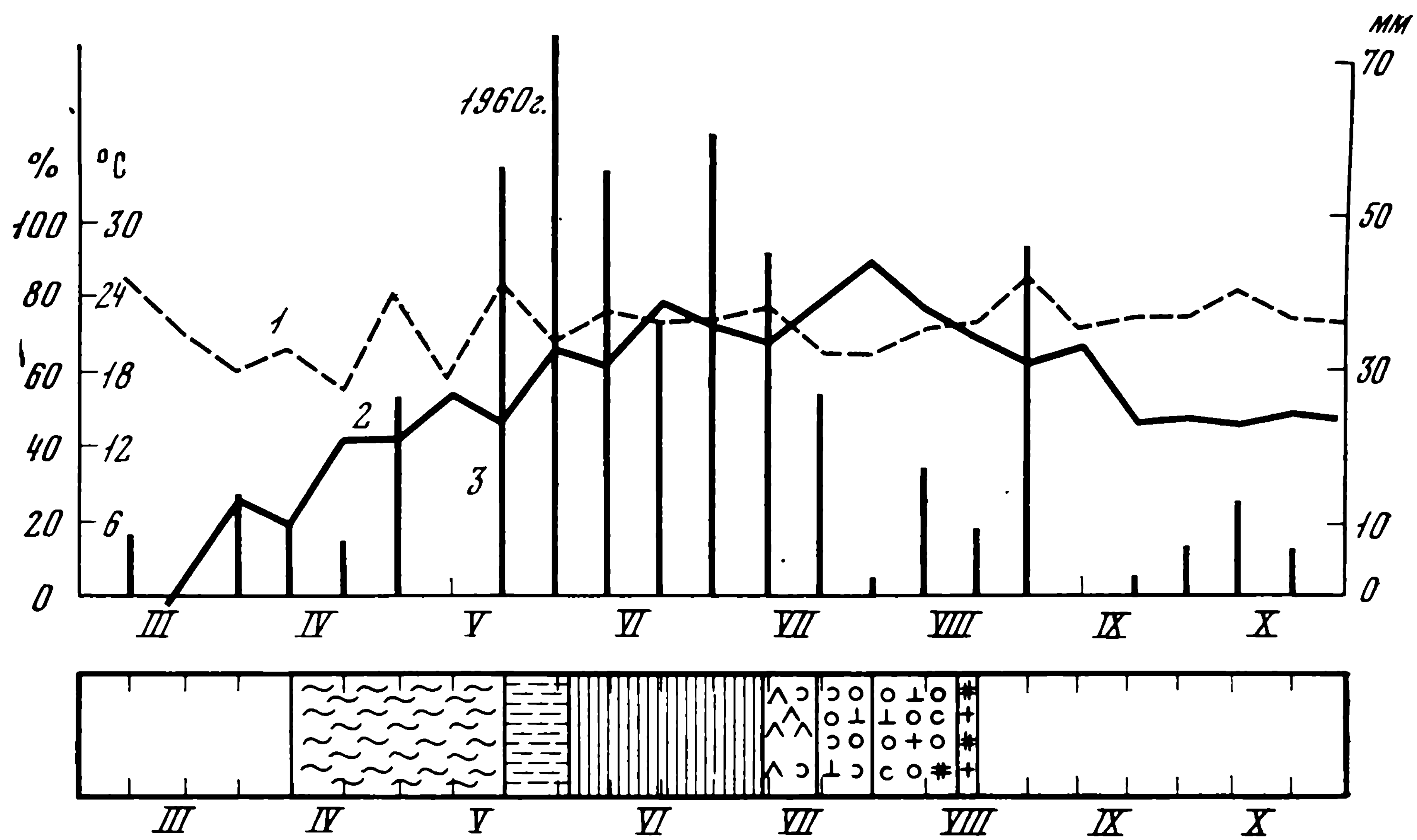
По данным фенологических наблюдений за отдельные годы на фоне климатограмм построены феноспектры (рисунок).

Для метеорологической характеристики периода наблюдений использованы материалы Усть-Лабинской метеостанции, расположенной северо-восточнее Северо-Кавказской ЗОС ВИЛР.

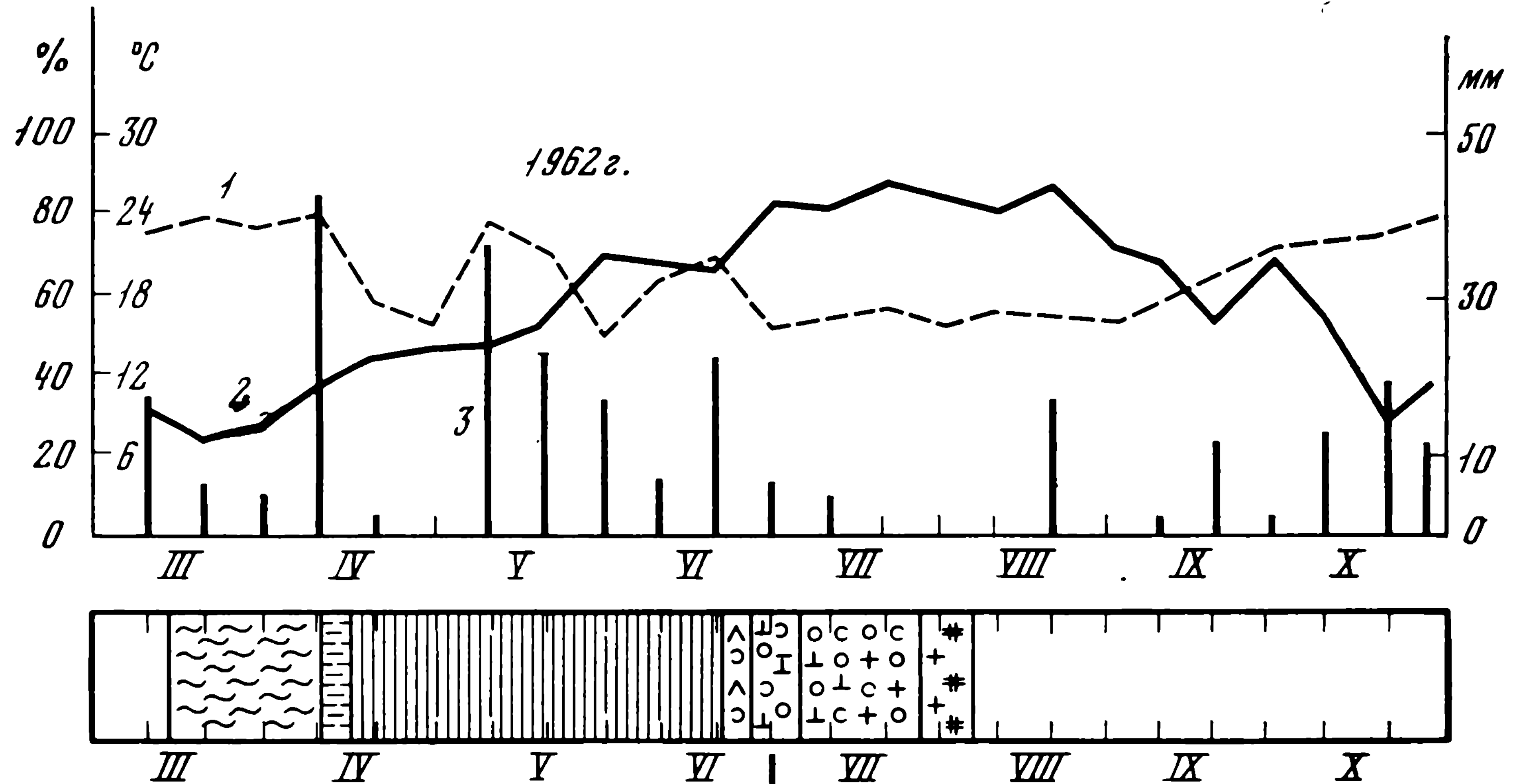
В 1960, 1962 и 1965 гг. проводились глазомерные наблюдения за всей группой растений на участке, так как в то время не преследовалась цель детального их изучения. Надземную часть срезали для обмолота семян, поэтому окончание вегетации растений не отмечали. В 1976 и 1977 гг. наблюдения проводили до полного отмирания растений сигезбекии. Феноспектры за эти годы построены на основании наблюдений за 30 конкретными растениями.

Погодные условия в годы сбора данных были различными: 1960 г. был влажным и теплым с весенними черными бурями; 1962 г.— засушливый, жаркий с низкой относительной влажностью воздуха и большим зимним запасом влаги в почве; 1965 г.— влажный, с холодным зимне-весенним периодом; 1976 г. отличался небольшим количеством осадков и низкими температурами; 1977 г. характеризовался повышенной влажностью.

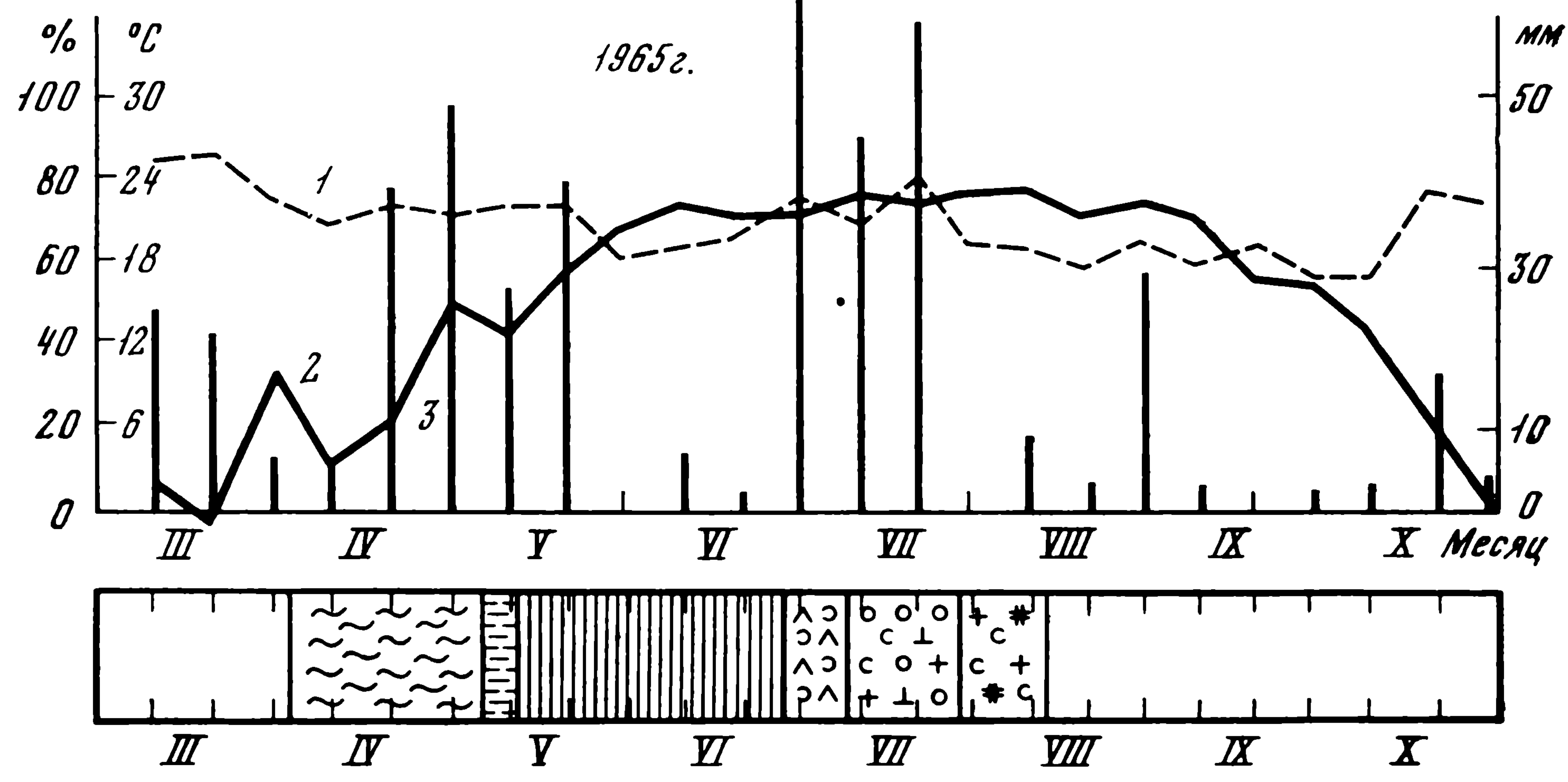
Анализируя феноспектры сигезбекии, можно выявить зависимость развития растений от метеорологических факторов. Например, всходы сигезбе-



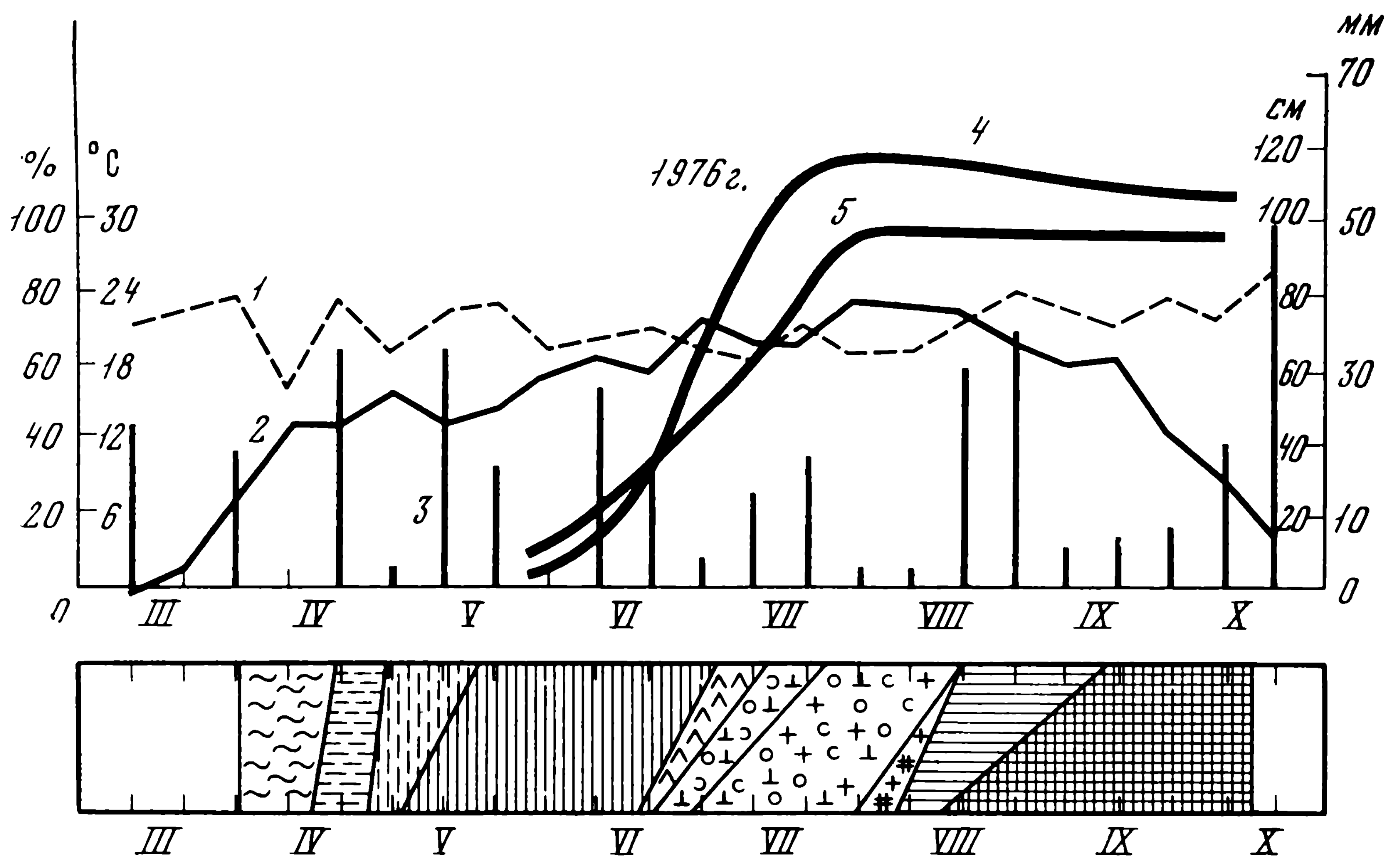
1960г.
%
°C
мм
100
80
60
40
20
0
30
24
18
12
6
70
50
30
10
0
1
2
3
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
X

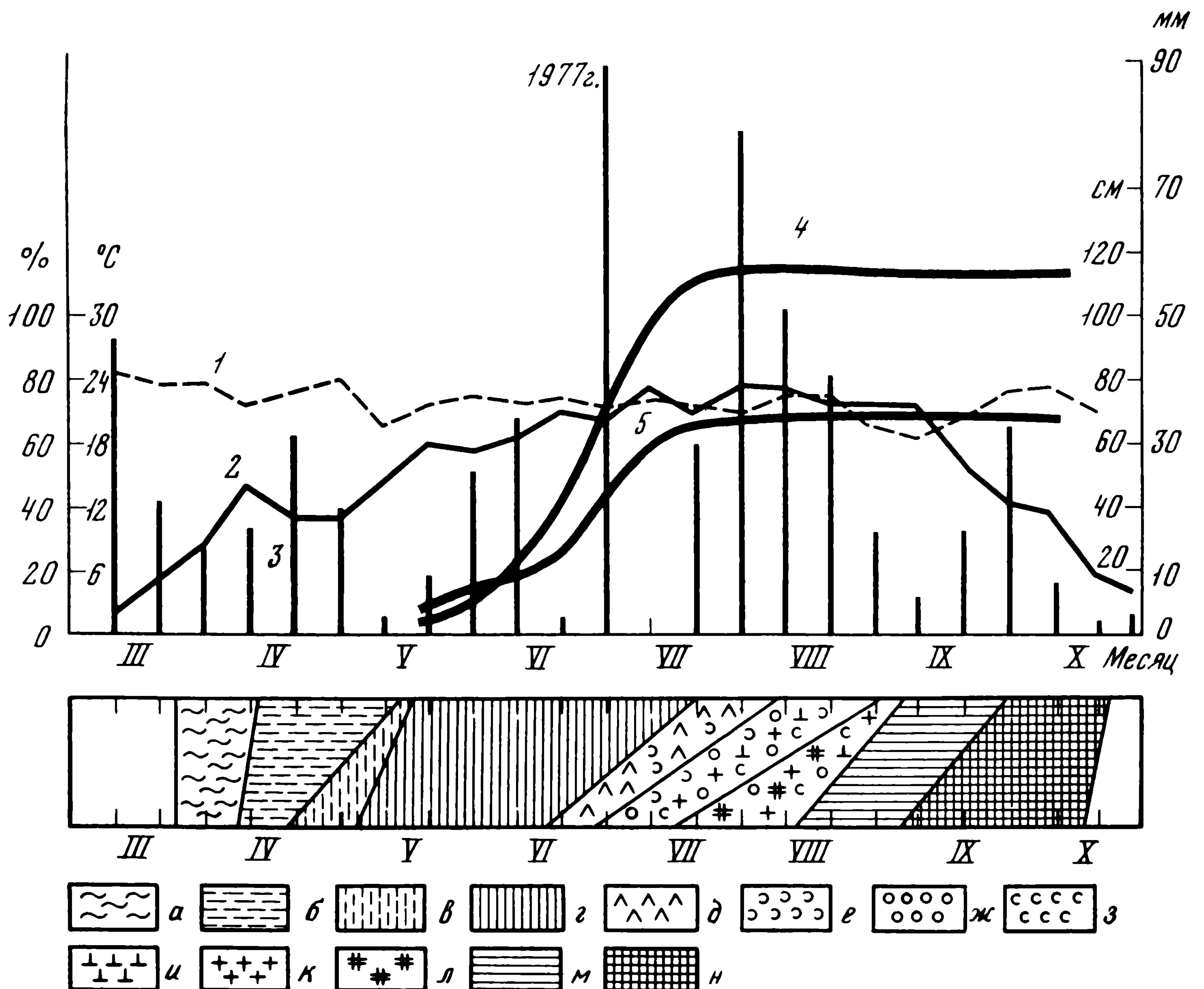


1962г.
%
°C
мм
100
80
60
40
20
0
30
24
18
12
6
50
30
10
0
1
2
3
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
X



1965г.
%
°C
мм
100
80
60
40
20
0
30
24
18
12
6
50
30
10
0
1
2
3
III
IV
V
VI
VII
VIII
IX
X
Месяц





Фенологические спектры и графики роста сигезбекии восточной за отдельные годы

Фенофазы: *а* — период прорастания семян в почве; *б* — проростки; *в* — появление первой пары настоящих листьев у всходов; *г* — развитие главного и боковых побегов; *д* — бутонизация; *е* — начало цветения; *ж* — массовое цветение; *з* — конец цветения; *и* — образование семян; *к* — созревание семян; *л* — осыпание семян; *м* — появление осенней окраски у листьев; *н* — массовое отмирание листьев.

Климатограмма: *1* — относительная влажность воздуха (в %); *2* — среднесуточная температура (в °С); *3* — количество осадков (в мм); *4* — высота (в см); *5* — диаметр растений (в мм)

кии появляются в то время, когда среднесуточная температура воздуха достигает 10—12° при достаточном запасе влаги в почве. Сумма положительных температур к моменту появления всходов была от 255 (1976 г.) до 610° (1960 г.).

Пока воздух прогревается медленно, растения находятся в фазе проростков. По мере повышения температуры развивается стебель растения. Чем больше осадков выпадает в начале вегетации сигезбекии, тем быстрее растут и развиваются главный и боковые побеги. При недостатке осадков или малом запасе влаги в почве, накопленной осенью и зимой, затягивается не только появление всходов, но и развитие стеблей.

Фаза бутонизации непродолжительная и, как правило, начинается в третьей декаде июня. Цветение продолжается со второй половины июня до конца второй декады августа, массовое цветение приходится на наиболее теплый период года. Сумма эффективных температур к началу цветения была 1530° в 1977 г. и 1900° в 1960 г.

Следует заметить, что после бутонизации фазы развития сигезбекии накладываются друг на друга, что отражено в феноспектрах (см. рисунок). После сбора или высыпания семян (в первой — второй декадах августа) листья сигезбекии приобретают осеннюю окраску. Отмирание листьев начинается во второй — третьей декадах августа и продолжается до середины октября, когда наступают морозы и растения отмирают. Вегетационный период сигезбекии восточной продолжается 185—196 дней.

Феноспектры показывают, что решающими факторами для роста и развития сигезбекии являются температура воздуха и влагообеспеченность. Это отмечали и другие авторы [6, 7]. До начала бутонизации сигезбекии решающим фактором, по-видимому, является влагообеспеченность при определенных температурах. В дальнейшем более важную роль играет температурный фактор.

После образования стебля и пазушных боковых побегов проводилось измерение высоты и диаметра растений. Средние данные измерений представлены на климатограммах. Наибольшей высоты и диаметра сигезбекия достигает в период массового цветения и плодоношения. Рост растений продолжается немногим больше двух месяцев, после чего он останавливается. Максимальная высота отдельных растений — 130 см, диаметр проекции надземной части — 150 см.

Сигезбекия восточная неплохо возобновляется самосевом, однако развитие растений при этом несколько задерживается. По предварительным данным сигезбекия дает 3 кг семян с 100 м^2, урожайность надземной массы в сухом виде составляет 0,7 кг/м^2.

Растения, срезанные в фазе бутонизации, хорошо отрастают. Сигезбекия восточная с успехом может быть введена в культуру в Краснодарском крае. Это неприхотливое растение дает большую сырьевую массу как при разреженных, так и при загущенных посевах, в первом случае за счет хорошо развитых побегов II и III порядков, во втором — за счет численности особей на единицу площади.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Балицкий К. П., Воронцова А. Л.* Лекарственные растения в терапии злокачественных опухолей. Ростов / Д.: Ростовский ун-т, 1976, с. 248.
2. *Рыбалко К. С., Коновалова О. А., Петрова Е. Ф.* Ориентин — новый сесквитерпеновый лактон из *Siegesbeckia orientalis.*— Химия природных соединений, 1976, № 3, с. 394.
3. *Rodriguez E., Towers G. H. N., Mitchell I. C.* Biological activities of sequiterpene lactones.— Phytochemistry, 1976, v. 15, N 11, p. 1573—1580.
4. Интродукция лекарственных, ароматических и технических растений. М.; Л.: Наука, 1965, с. 102.

5. *Зайцев Г. Н.* Обработка результатов фенологических наблюдений в ботанических садах.— Бюл. Глав. бот. сада, 1974, вып. 94, с. 3—10.
6. *Лякин А. С.* Влияние осадков на рост, развитие и урожай мака.— В кн.: Вопросы агрономии. Фрунзе: Илим, 1977, с. 157—160.
7. *Торопова А. Г., Лякин А. С.* Влияние метеорологических условий на биометрические показатели растений мака.— В кн.: Вопросы агрономии. Фрунзе: Илим, 1977, с. 151—156.

Северо-Кавказская зональная опытная станция
Всесоюзного научно-исследовательского института
лекарственных растений
Краснодарский край станица Васюринская

ФЕНОЛОГИЯ АРОИДНЫХ В МОСКВЕ

Л. П. Вавилова

Основная задача опыта по интродукции новых видов природной флоры заключается в изучении особенностей развития этих растений в новых экологических условиях и определения их приспособительных возможностей. Знание указанных закономерностей позволяет разрабатывать более совершенные приемы выращивания и размножения растений и делает возможным прогнозирование успешности интродукции близких видов с целью обогащения ассортимента декоративных растений, применяемых в озеленении и промышленном цветоводстве.

Семейство ароидных — Araceae — насчитывает более 1000 видов 107 родов травянистых растений, большинство из которых распространено в субтропической и тропической Азии. Лишь отдельные представители этого многочисленного семейства приспособились к жизни в умеренной зоне. Выявление особенностей их биологической ритмики позволит выяснить пути возникновения приспособлений к существованию в условиях сезонного климата. Отдельные виды в умеренной зоне представляют интерес для испытания в открытом грунте при интродукции с целью введения их в культуру как декоративных и лекарственных растений.

Во флоре СССР насчитывается 16 видов семейства ароидных.

В коллекции малораспространенных многолетников отдела цветоводства ГБС АН СССР на участке Теневого сада собраны и проходят интродукционное изучение 11 видов этого семейства: *Arum maculatum* L. (аронник пятнистый), *A. orientale* Bieb. (аронник восточный), *A. elongatum* Stev. (аронник удлиненный), *A. korolkowii* Regel (аронник Королькова), *A. albispathum* Stev. (аронник белокрылый), *Arisaema amurense* Maxim. (аризема амурская), *A. japonicum* Blume (аризема японская), *A. robustum* (Engl.) Nakai (аризема мощная), *Symplocarpus foetidus* (L.) Salisb. (симплокарпус вонючий), *Lysichiton camtschatcense* L. (Schott) (лизихитон камчатский) и *Calla palustris* L. (белокрыльник болотный). Живые растения привезены из природных местообитаний в виде клубней и корневищ, лишь *Lysichiton camtschatcense* выращен из семян.

Пять видов Arisaema, Lysichiton и Symplocarpus сосредоточены во влажных лесах южной части Дальнего Востока с умеренным муссонным климатом.

Аронник Королькова довольно часто встречается в Средней Азии в арчевниках и кустарниковых зарослях. Основные его местообитания приурочены к понижениям микрорельефа с влажными почвами (вдоль ручьев, по днищам ущелий). Климат этих районов характеризуется продолжительным сухим жарким летом и прохладной влажной зимой.

Четыре вида рода Arum (аронник пятнистый, восточный, белокрылый и удлиненный) распространены в лесах нижнего пояса Крыма и Кавказа.

Вид	1974 г.			1975 г.	
	Вегетация (начало—конец)	Продолжительность вегетации, дни	Σt к моменту отрастания, °С	Вегетация (начало—конец)	Продолжительность вегетации, дни
Arum maculatum L.	17.IV—5.VIII	111	58,3	31.III—23.VIII	146
A. orientale Bieb.	1.IV—5.VIII	127	4,6	27.III—11.VIII	138
A. elongatum Stev.	—	—	—	27.III—23.VI	89
A. korolkowii Regel.	30.III—5.VIII	127	1,3	27.III—10.VI	76
A. albispathum Stev.	—	—	—	25.IX—10.VIII	—
Arisaema amurense Maxim	5.V—23.IX	140	160,2	9.IV—1.IX	146
A. japonicum Blume.	8.V—15.IX	130	193,8	9.IV—9.IX	154
A. robustum (Engl.) Nakai	—	—	—	14.IV—9.IX	149
Symplocarpus foetidus (L.) Salisb.	5.IV—2.IX	150	24,0	27.III—1.IX	159
Calla palustris L.	—	—	—	4.IV—23.IX	173
Lysichiton camtschatcense L. (Schott.)	—	—	—	—	—

Районы распространения этих видов отличаются продолжительным жарким летом и сравнительно теплой зимой.

Белокрыльник болотный является космополитом, т. е. обитает практически во всех районах нашей страны.

Климат Москвы, где испытываются перечисленные выше виды, отличается умеренно холодной зимой с частыми оттепелями и теплыми весной и летом с возвратом холодов до первой декады июня. Средняя температура января — 10°, июля — 18°. Годовая сумма осадков — около 600 мм. Можно считать, что климат Москвы в общем не препятствует выращиванию большинства ароидных.

Наблюдения за сезонным ритмом роста и развития одних и тех же экземпляров изучаемых растений проводили в 1974—1977 гг. по методике, рекомендованной Советом ботанических садов [1]. Метеорологические данные этих лет приводятся по материалам метеостанции ВДНХ (таблица).

Как известно, смена фенологических фаз отражает сезонную ритмику растений. Изменение сроков прохождения этих фаз применительно к местным условиям — один из показателей адаптации интродуцируемых растений. В связи с этим изучение сезонного ритма роста и развития растений — наиболее часто применяемый метод визуального наблюдения для характеристики поведения растений в данных условиях.

Первой визуально наблюдаемой фазой является начало весеннего отрастания. Сразу после таяния снега начинают отрастать аронник восточный, аронник удлиненный, аронник Королькова, аронник белокрылый и симплокарпус вонючий. У растений первых трех видов на поверхности почвы появляется конус листьев, у симплокарпуса — генеративные побеги, а у аронника белокрылого начинается энергичное нарастание пластинки перезимовавших листьев. В разные годы температурный режим во время отрастания этой группы растений отличался, но сумма положительных температур к началу роста составляла обычно 4—12° (см. таблицу). Начало вегетации у растений этой группы связано со сравнительно низкими среднесуточными температурами (1—2°), что позволяет по началу роста отнести их к ранним видам. Рост вегетативных органов у Arum

1975 г.	1976 г.			1977 г.		
Σt к моменту отрастания, °С	Вегетация (начало—конец)	Продолжительность вегетации, дни	Σt к моменту отрастания, °С	Вегетация (начало—конец)	Продолжительность вегетации, дни	Σt к моменту отрастания, °С
29,3	19.IV—8.IX	143	55,6	19.IV—5.IX	140	54,7
5,9	13.IV—16.VIII	126	6,6	11.IV—5.IX	148	11,3
5,9	13.IV—14.VII	93	6,6	11.VI—4.VII	85	11,3
5,9	13.IV—6.VII	85	6,6	11.IV—21.VI	72	11,3
—	25.IX—15.VIII	—	—	23.IX—	—	—
133,9	26.IV—8.IX	136	109,5	25.IV—5.IX	134	99,2
133,9	5.V—3.IX	122	158,1	29.IV—5.IX	130	147,2
177,7	5.V—8.IX	127	158,1	29.IV—5.IX	130	147,3
5,9	13.IV—8.IX	149	6,6	11.IV—5.IX	148	11,3
60,8	26.IV—26.VIII	123	116,6	29.IV—20.IX	145	147,3
—	26.IV—26.VIII	123	116,6	29.IV—20.IX	145	147,3

и генеративных органов у симплокарпуса связан с пониженными температурами и повышенным увлажнением.

Аронник пятнистый начинает отрастать заметно позднее видов ранней группы, так как температурный порог начала его роста несколько выше. Сумма положительных температур к началу роста аронника пятнистого колеблется от 30 до 55°, среднесуточные температуры устанавливаются около 5°. На этом основании по началу роста он может быть отнесен к группе средних видов.

Сроки начала весеннего отрастания листьев у Arisaema, Calla и Lysichiton регулируются также температурным режимом весны. Отрастание их начинается при сумме температур в интервале 60—100°. Эта повышенная требовательность к теплу определяет значительные колебания сроков начала роста по годам (см. таблицу). Так, в 1975 г. рост ариземы всех видов начался 9—14 апреля, а в 1976 г.— только 5 мая. Рост растений этих видов начинается лишь с установлением устойчивого тепла при среднесуточных температурах выше 8—10°. Следовательно, эти виды, наиболее термофильные из наблюдаемых растений, можно отнести к группе поздних по началу роста [2]. Таким образом, среди видов семейства ароидных можно выделить несколько групп по способности начинать рост в определенных температурных границах.

Цветение — один из наиболее важных моментов в жизни растения. Сроки цветения определяются как внутренними причинами (степень сформированности соцветия в почках возобновления), так и внешними (режимами освещенности, температуры и влажности). За начало цветения у наблюдаемых растений принимали дату разворачивания крыла вокруг соцветий. За конец цветения принимали дату засыхания крыла.

Изучение цветения интродуцентов показало, что по времени цветения их можно отнести к двум группам: весеннего (симплокарпус вонючий) и весенне-летнего (все виды родов Arum и Arisaema) цветения [3]. По-видимому, цветение симплокарпуса приурочено к режиму повышенной освещенности под пологом леса. Он цветет в период от таяния снега до начала развертывания почек древесных растений — в светлую фазу весны, когда



Рис. 1. Цветущее растение аризем японской

освещенность под пологом лиственного леса превышает 50% от освещенности открытого места. Календарный срок начала цветения симплокарпуса менялся в зависимости от времени таяния снега. Продолжительность цветения этого вида колебалась во все годы наблюдения от 16 до 30 дней. Во время цветения происходит интенсивное нарастание листьев. Растение декоративно в течение всего вегетационного сезона, но цветение — наиболее декоративая фаза для симплокарпуса вонючего. У изученных видов ароидных соцветие в почке возобновления закладывается в год, предшествующий цветению. Следует отметить более ранние сроки начала цветения у всех видов рода Arisaema с весенне-летним цветением по сравнению с родом Arum. Особенно ощутима была эта разница в жаркий 1975 г. У видов рода Arisaema промежуток между началом роста и цветением меньше, чем у видов рода Arum, возможно, вследствие бо́льшей сформированности зачатков соцветия в почке возобновления у Arisaema (рис. 1).

Продолжительность цветения видов рода Arisaema (рис. 2) в разные годы изменялась не очень сильно, тогда как у видов рода Arum наблюдались значительные колебания по числу дней цветения. В сухую жаркую погоду их цветение заканчивалось в течение 4 дней (1975 г.), тогда как в более прохладные и влажные годы оно растягивалось на 10—20 дней (1976—1977 гг.). В условиях интродукции у видов рода Arisaema продолжительность цветения несколько сокращается по сравнению с природными местообитаниями, что можно объяснить, по-видимому, более выровненными условиями произрастания и однородностью посадочного материала. Отсутствие цветения у каллы и лизихитона объясняется их возрастным состоянием.

Плодоношение изучаемых видов в годы, когда плоды завязываются и развиваются нормально, наступает в августе. В это время растения снова приобретают декоративный вид, привлекая внимание многочисленными ярко-красными ягодами.

На основании проведенных наблюдений исследуемые виды по продолжительности вегетации можно отнести к разным феноритмотипам (группам растений со сходным сроком вегетации) [4]. Изучение сезонной динамики роста и развития представителей семейства ароидных позволяет отнести их к следующим феноритмотипам.

1 — весенне-раннелетнезеленые (гемиэфемероиды); вегетируют с начала весны до середины лета. К этой группе следует отнести растения всех видов рода Arum, которые начинают отрастать сразу после таяния снега. Листья желтеют у них в конце июня — начале июля, декоративность растений в это время снижается. Вегетация кончается в первой декаде августа, в некоторые годы — в первой декаде сентября. Продолжительность периода вегетации этой группы растений в условиях Москвы составила 70—145 дней. В природных местообитаниях (Кавказ) вегетация растений этой группы длится до 180 дней [5]. Вегетация гемиэфемероидов заканчивается в разгар лета без какой-либо видимой связи с определенными температурными условиями.

2 — весенне-летнезеленые растения; вегетируют с весны до начала осени. К этой группе относятся все исследуемые виды родов Arisaema, Symplocarpus, Calla и Lysichiton. Большинство растений этой группы по началу вегетации относится к средним и поздним видам, т. е. их рост начинается при установлении среднесуточных температур выше 8°. Что касается симплокарпуса, то его листья начинают расти примерно через неделю после начала цветения, и эта дата в общем совпадает с началом роста растений остальных видов этой группы. Окончание вегетации наступает, как правило, с первыми осенними заморозками. Но при длительной безморозной осени (1974 г.) виды родов Arisaema, Symplocarpus, Calla и Lysichiton, привезенные с Дальнего Востока, где осень обычно продолжи-

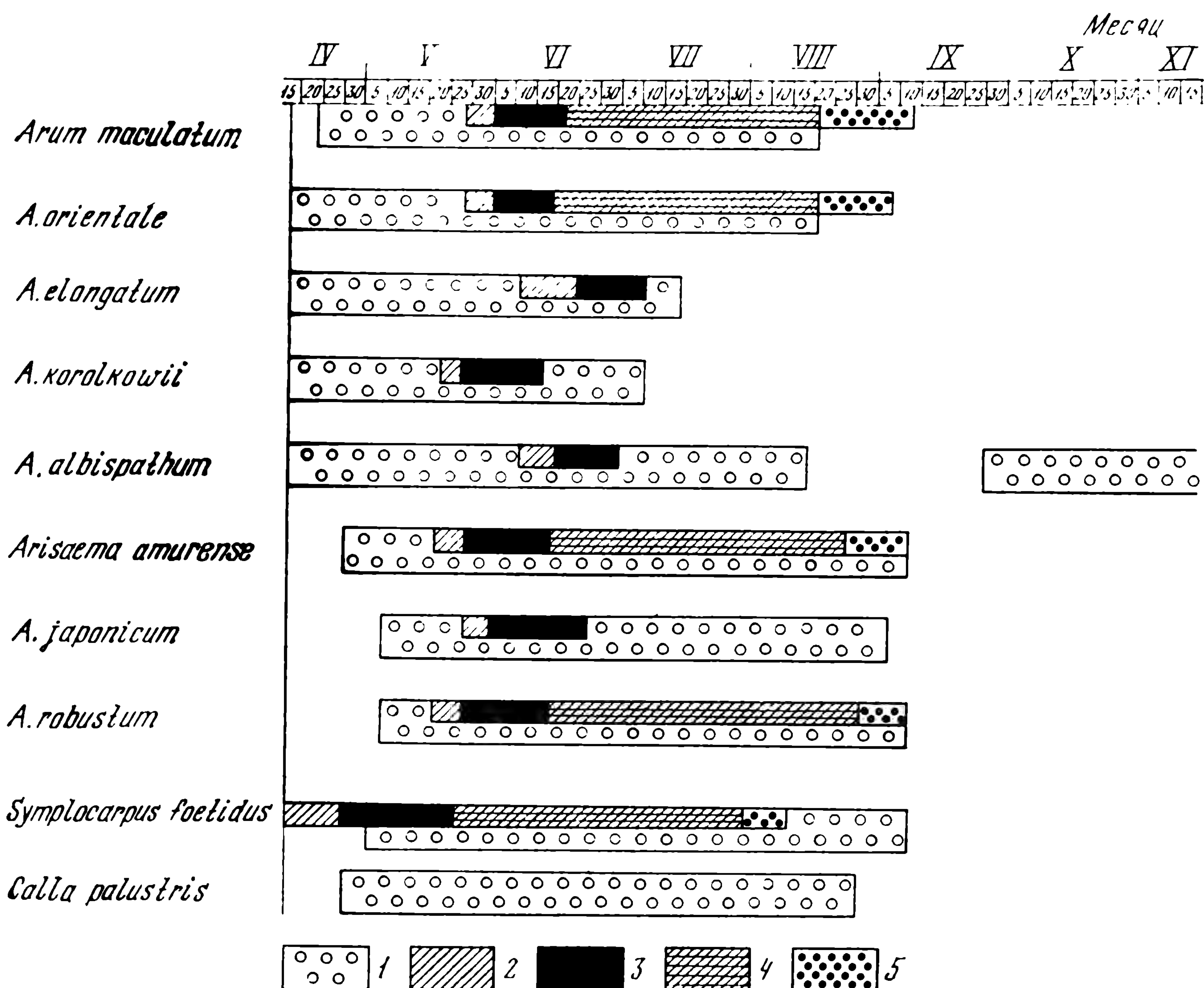


Рис. 2. Фенологический спектр представителей семейства ароидных (1976 г.) в условиях Москвы

1 — вегетация; *2* — бутонизация; *3* — цветение; *4* — период созревания плодов; *5* — осыпание плодов

тельная и теплая, имели возможность окончить вегетацию немного позже. При этом проявились наследственные отличия этих видов, обусловленные соответствующими экологическими условиями их природных местообитаний. Наблюдения 1974 г. показали, что при продолжительной безморозной осени весенне-летнезеленые виды оканчивают вегетацию до наступления холодов, т. е. это виды с естественно ограниченным периодом вегетации. Присущий виду ритм, выработанный в определенных экологических условиях, сохраняется при интродукции. В Москве период вегетации этих видов длится в среднем с конца апреля — начала мая до середины сентября; продолжительность вегетации колеблется по годам от 120 до 153 дней. В природных местообитаниях вегетация весенне-летнезеленых растений продолжается до 150 дней [6].

3 — осенне-зимне-весеннезеленые растения, имеющие период летнего покоя; вегетируют с осени до весны, на лето сбрасывают листья. К этой группе относится аронник белокрылый, у которого листья начинают отрастать в конце сентября (25—27 сентября), а отмирать — в августе следующего года. Период покоя аронника белокрылого приходится на конец лета — начало осени.

Изучение фенологии ароидных показало, что наблюдаемые виды по способности начинать рост в определенных температурных границах можно разделить на три группы: ранние (1—2°), средние (около 5°) и поздние (выше 8—10°). По времени цветения они относятся к двум группам: весеннего (апрель-май) и весенне-летнего (май-июнь) цветения; по продолжительности вегетации их можно распределить по следующим феноритмотипам: весенне-раннелетнезеленые, весенне-летнезеленые и осенне-зимне-весеннезеленые растения.

Таким образом, большинство представителей семейства ароидных (в основном тропического и субтропического происхождения) в условиях интродукции в Москве проходит весь сезонный цикл, что благоприятствует их использованию в культуре как новых для озеленения растений, отличающихся оригинальной формой соцветий и красивыми плодами.

ЛИТЕРАТУРА

1. Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР. М.: ГБС АН СССР, 1975.
2. *Карписонова Р. А.* Продолжительность и сроки вегетации растений неморального комплекса в Москве.— Бюл. Глав. бот. сада, 1974, вып. 92, с. 13—19.
3. *Карписонова Р. А.* Цветение неморальных многолетников в опыте интродукции.— Бюл. Глав. бот. сада, 1976, вып. 99, с. 10—15.
4. *Борисова И. В.* Сезонная динамика растительного сообщества.— В кн.: Полевая геоботаника. Л.: Наука, 1972, т. 4, с. 5—94.
5. *Андреева И. И.* Ритм сезонного развития растений буково-каштановых лесов Батумского побережья Кавказа.— Бюл. Глав. бот. сада, 1963, вып. 51, с. 67—77.
6. *Куренцова Г. Э.* Динамика вегетации травянистой растительности в условиях южноуссурийской тайги.— Труды горнотаежной станции Дальневосточного филиала АН СССР, 1936, т. 1, с. 163—177.

Главный ботанический сад АН СССР

ИНТРОДУКЦИЯ ОРЕХОПЛОДНЫХ В ГОРНОМ ДАГЕСТАНЕ

М. Г. Шихэмиров

В последнее время большое внимание уделяется увеличению площадей под полезными древесными растениями, имеющими промышленное значение, и продвижению этих растений в новые районы. Особый интерес в этом отношении представляют орехоплодные в связи с большим спросом на их плоды и применением древесины в народном хозяйстве. Однако орехоплодных в посадках еще очень мало, даже в районах с подходящим для них умеренно влажным климатом. В горных районах, где много земли, пригодной для культуры орехоплодных, отсутствует опыт их разведения.

Горный Дагестан с его долинно-приречными угодьями является новым районом распространения орехоплодных. Здесь они сохраняют все свои хозяйственные свойства, климатоохранное значение, в связи с чем могут быть использованы в горной агролесомелиорации, садоводстве и в зеленом строительстве. В разнообразно окрашенном осеннем убранстве долинных садов орехоплодные сохраняют темно-зеленую листву и декоративность до поздней осени.

Горные условия Дагестана считались недостаточно благоприятными для орехоплодных, и поэтому крупных насаждений здесь пока нет. Естественный ареал распространения этих экзотов ограничивается предгорной и равнинной зоной с более мягким теплым климатом.

В данной статье приводятся результаты опыта интродукции ореха грецкого и фундука, проведенного нами в 1969—1975 гг. в Рутульском районе в долине ручья Фулфанчай на полевом участке местности Камыв на высоте 1250—1300 м над ур. моря, где гора Сумрай (3600 м) с крутыми обрывистыми скалами снижается к селению Хлют.

По зональному подразделению эта территория относится к высокогорному району, и климат здесь меняется по мере роста высоты над уровнем моря. Неоднородность рельефа, ориентировка и высота гор создают большое разнообразие местного микроклимата. Долинная часть территории характеризуется умеренно полусухим климатом с холодным зимним периодом. Зима длится с ноября по март, среднемесячная температура января — 0,6°. Снежный покров значителен и устойчив в течение 55 дней, а на склонах южной экспозиции не устойчив. Из 350 мм годовых осадков наибольшее количество выпадает весной и летом. Скорость ветра в Рутульском районе — до 3—4 м/с. Большое значение имеют горно-долинные ветры, которые днем дуют вверх по долинам, а ночью (иногда в прогретом состоянии) — вниз. Облачность в горах наблюдается часто; среднее число дней без солнца в январе — 3—5, в апреле — 1—2, в июне — 0—1, в декабре — 3—5. Число часов солнечного сияния составляет 2550 час в год.

Наши опыты по интродукции ореховых в горах были заложены путем массового посева семян. Исходным материалом служил грецкий орех (*Juglans regia* L.), завезенный в прошлом в старые сады Дагестана, и культурный сорт 'Ганджа-Фундук', выведенный Закательским опорным пунктом. Сбор семян произведен с лучших, устойчивых к болезням, маточных деревьев, отобранных среди 36 плодоносящих экземпляров, растущих в лесах Магарамкента и Кусаров. Маточные деревья отличались высокой кроной, декоративностью листьев, цвели с середины апреля и нормально плодоносили. Для посева собирали вполне созревшие, здоровые плоды с темновато-бурым околоплодником. Плоды с крепким целым околоплодником были посеяны в сентябре в открытый грунт, а осыпавшиеся плоды с треснувшим околоплодником очищали и подсушивали в течение 4—5 дней в проветриваемом помещении при регулярном перемешивании.

Показатели роста и развития сеянцев грецкого ореха и фундука при интродукции в Рутульском районе (Дагестан) (1969—1973 гг., средние данные)

Вариант посева	Длительность стратификации, дни	Дата посева в грунт	Число посеянных семян	Дата появления всходов	Число всходов	Полевая всхожесть, %
			Орех грецкий			
Посев плодами с околоплодником	—	30.IX	500	8.IV	425	65
Посев семенами без околоплодника	—	20.XI	1000	10.IV	550	55
Весенний посев стратифицированными семенами	90	5.IV	3500	15.IV	2590	74
			Ганджа-Фундук			
Весенний посев стратифицированными семенами	120	3.IV	1000	25.IV	590	25

Семена орехоплодных нуждаются в предпосевном дозревании и поэтому подвергаются стратификации при пониженной температуре. Осенний посев семян в грунт создает условия, необходимые для дозревания. Осенью посев провели в двух вариантах: а) свежесобранными семенами с околоплодником (27 сентября) и б) подсушенными семенами (20 ноября). В обоих случаях дозревание посеянного материала проходило в почве зимой.

Весенний посев произведен стратифицированными семенами во второй половине марта. Семена стратифицировали в течение 90 дней (с 25 декабря по 25 марта) в помещении с температурой 5° в первую неделю в сильно увлажненном песке, который в последующем поддерживался в слабо влажном состоянии. Орехи перемешивали через каждые 5—10 дней, удаляя испорченные. Портились обычно плоды пересушенные, ферментированные или с поврежденным ядром. Пересушивание песка и повышение температуры не допустимы в период стратификации. В конце срока стратификации температуру повышали до 10°. На второй месяц стратификации семена начинали дозревать, во второй декаде марта семена набухали, а к третьей — уже растрескивались по шву в верхней суженной части. При наличии нескольких десятков наклюнувших орехов стратификация считалась законченной.

Посев семян произведен на вспаханном осенью и весной участке притеррасного поля с культурной серокаштановой, слабогумусированной, структурной почвой с щебнистым конгломератом. Свойства этой почвы легко улучшались удобрением с двукратной распашкой на глубину 60 (осенью) и 25 см (весной). Такая обработка почвы обеспечивала получение дружных всходов. Органические удобрения вносили на поле из расчета 15 т/га.

Глубина посева семян — 5—8 см от поверхности почвы; орехи укладывали в лунки по одному, перпендикулярно шву. Всего было посеяно 5000 семян грецкого ореха и 1000 семян фундука соответственно в 50 и 10 рядах по 100 семян в каждом ряду. Расстояние между орехами — 20 см, между рядами — 25 см.

Наблюдения показали, что более ранние и дружные всходы (85%) дали осенние посевы плодов с околоплодником. Семена, посеянные без

Высота и диаметр стволика у корневой шейки										Состояние перезимовавших растений
1969 г.		1970 г.		1971 г.		1972 г.		1973 г.		
Н, см	Д, мм	Н, см	Д, мм	Н, см	Д, мм	Н, см	Д, мм	Н, см	Д, мм	
26*/60	11,5/29,0	78/124	14/41	110/113	27/55	190/260	36/63	210/290	45/79	Хорошее
17/41	12/30	79/90	12/37	105/114	29/48	200/261	38/52	209/278	40/75	»
14,5/28,0	9/15	55/82	11,5/27,0	95/104	26,0/33,7	185/253	31/53	184/281	36/66	»
9/18	5/7	17,8/29	6,8/14,0	26/52	10/19	45/75	14/35	63/120	20/40	Подмерзли верхушечные побеги

* В числителе — контроль (без удобрения), в знаменателе — результаты измерения удобренных растений.

околоплодника, взошли на 55%, причем на 6—8 дней позже, чем в первом варианте. Хорошие результаты дал также весенний посев стратифицированными семенами. За 90 дней стратификации отход семян у грецкого ореха составил 10%, у фундука —22,7%; полевая всхожесть семян была соответственно 74 и 59%. Всходы из стратифицированных семян появились через 8—10 дней после посева.

Наблюдения за сеянцами проводили через каждые 6—7 дней. У одно-пятилетних растений измеряли длину побегов и диаметр стволов. Результаты этих наблюдений показаны в таблице. Следует иметь в виду, что эти данные получены в условиях регулярного бороздового полива опытного участка (через каждые 20 дней с последующим рыхлением рядков). Парные настоящие листья у всходов появились через 1—2 дня. Начало набухания листовых почек на годовалых побегах наблюдалось в конце первой декады апреля, листья распускались с начала второй декады.

Одревесневают побеги у орехоплодных с июня по октябрь лишь через 1—2 мес. после начала вегетации. Орехоплодные отзывчивы как на органические, так и минеральные удобрения. Особенно хорошо действуют органические вещества и фосфорное удобрение. При внесении суперфосфата в бороздки из расчета 100—120 кг действующего начала на гектар прирост растений в высоту и толщину увеличивается в 1,5 раза по сравнению с контролем. Длина годовых побегов достигает 60 см, а у отдельных экземпляров — 80 см, диаметр корневой шейки — 1,5—2 см. Интенсивный рост побегов наблюдается со второй половины мая по июнь, с июля прирост уменьшается. В первый год сеянцы растут довольно медленно; со второго года их рост заметно ускоряется, так как корневая система к этому времени уже сформировывается.

Растения, полученные от осеннего посева, отличаются лучшим ростом и большей устойчивостью в зимних условиях.

В горных долинах орехоплодные долго сохраняют листья. Полный листопад наблюдается в период заморозков в первой декаде ноября. У фундука листья опадают на 5—6 дней раньше, чем у грецкого ореха. Вегетационный период у испытанных нами орехоплодных продолжается 205 дней, а период зимнего покоя — 150 дней.

Непривычные почвенно-климатические условия в первые два года поразному влияют на результаты перезимовки интродуцентов. Грецкий орех достаточно устойчив к низким температурам — за 5 лет не выпало ни одного растения. Фундук адаптируется слабо, у него наблюдается полное и частичное подмерзание побегов, не успевающих одревеснеть. В целях защиты от вымерзания растения фундука необходимо на зиму прикрывать. Зимостойкость обеих пород с возрастом повышается.

Пересадку сеянцев на постоянное место в сады можно делать в двухтрехлетнем возрасте; на лесокультурных площадях лучшие результаты дает посадка однолетних растений, которые приживаются почти на 100%. Пересаживать сеянцы следует весной, в свежевырытые ямы, предварительно обрезав поврежденные корни.

Растения грецкого ореха и фундука обычно обрастают низко расположенными ветками, поэтому для формирования кроны у двух-четырехлетних саженцев следует проводить обрезку этих ветвей (после распускания первых листьев), тогда раны зарастают быстрее. У грецкого ореха рекомендуется обрезать боковые ветки, оставляя один ствол с верхушечными побегами, а у фундука — до четырех равномерно расположенных скелетных стволиков.

Подготовленные нами на опытном участке саженцы использованы в колхозе им. Тельмана в качестве уплотняющей культуры в садах, для обсадки пойм рек, каналов и обочин дорог. Наиболее эффективно использование орехоплодных в горах (особенно фундука) для противоэрозионных защитных посадок.

ВЫВОДЫ

Опыт интродукции грецкого ореха и фундука в горных районах Дагестана показал возможность выращивания здесь этих пород в целях использования земель, непригодных для других культур, особенно в долинах со слабым промерзанием грунта. Лучшим приемом выращивания посадочного материала является осенний посев зрелых плодов с неповрежденным околоплодником, а также весенний посев стратифицированными семенами.

Институт ботаники им. В. Л. Комарова
АН Азербайджанской ССР
Баку

О БИОМОРФОЛОГИИ НЕКОТОРЫХ КАВКАЗСКИХ ВИДОВ ВАЛЕРИАНЫ В СВЯЗИ С ИХ ИНТРОДУКЦИЕЙ

Ю. Н. Горбунов

В настоящей работе представлены данные изучения пяти видов валерианы, относящихся к секции Rhizophorae Grub. [1]. По В. И. Грубову, *V. cardamines* Bieb. и *V. eriophylla* (Ledeb.) Utk. относятся к ряду Cardaminoides Grub., *V. alpestris* Steven.— к ряду Alpestres Grub., а виды *V. tiliifolia* Troitz. и *V. alliariifolia* Adams. образуют ряд Alliariifoliae Grub. *V. alpestris* и *V. alliariifolia*, имеют кавказско-малоазийский ареал, а остальные виды эндемичны для Кавказа.

Все изученные виды представляют интерес с лекарственной точки зрения. *V. tiliifolia* в результате исследований азербайджанских ученых признана лекарственной и разрешена Фармакологическим комитетом к при-

менению наравне с фармакопейными видами валерианы [2]. Остальные виды указываются как возможно лекарственные [1, 3—5]. *V. alpestris*, *V. tiliifolia* и *V. cardamines* относятся также к декоративным растениям [6]. Следовательно, изучение этих видов валерианы имеет большое практическое значение.

Изучение растения в естественных условиях обитания (его экологии, морфологических и биологических особенностей) позволяет значительно сократить длительный и трудный процесс введения его в культуру. Такое предварительное исследование позволяет точнее оценить перспективность растения для интродукции.

Морфология и биология кавказских видов валерианы практически не изучены. Несколько лучше освещены эти вопросы в отношении видов, близких к *V. officinalis* L. Наши наблюдения показывают, что биология перечисленных выше видов коренным образом отличается от биологии последних. В качестве основной методики при изучении биологии валерианы нами были приняты разработки И. Г. Серебрякова [7—8].

Сбор материала для исследования проводили в Грузинской ССР, в Боржомском (пос. Бакуриани) и Казбегском (пос. Казбеги) районах в течение летних сезонов 1976 и 1977 гг.

Собранные семена проращивали в чашках Петри на фильтровальной бумаге при различных температурных режимах. Часть семян была высеяна в грунт в различные сроки в Главном ботаническом саду АН СССР.

Подсчет хромосом производили на давленых препаратах меристемы корешков по обычной цитологической методике [9]. Препараты окрашивали ацетокармином и реактивом Шиффа по Баталья. Проросшие семена перед фиксацией обрабатывали колхицином в концентрациях 0,1 и 0,01% в течение 1—2 час и 0,002 М раствором 8-оксихинолина — 2—3 часа. Лучшие результаты были получены при использовании второго реактива.

Для оценки перспективности растений для интродукции существенное значение имеет изучение экологических особенностей произрастания в естественных условиях. *V. tiliifolia, V. alliariifolia* и *V. eriophylla* являются типичными мезофитами. Первые два вида растут в верхней части лесного и в субальпийском поясах. *V. eriophylla* чаще всего встречается в условиях влажного полидоминантного высокотравья. *V. alpestris* растет в субальпийском и альпийском поясах — на лугах и на скалах. В наиболее ксерофильных условиях обитает *V. cardamines*, типичный петрофит, поселяющийся на карнизах и в расщелинах скал, в которых собирается почва.

Виды, приуроченные в своем обитании к верхнему лесному и субальпийскому поясам, вводятся в культуру обычно довольно легко. В Главном ботаническом саду нормально развиваются, цветут и плодоносят многие кавказские растения из этих поясов [10].

Введение в культуру видов альпийского пояса сопряжено со значительно большими трудностями, что связано с древностью высокогорной флоры Кавказа [10]. Среди изученных нами видов валерианы лишь *V. alpestris* встречается в альпийском поясе. Однако этот вид не является строго приуроченным к этому поясу, обладает относительно широкой вертикальной амплитудой, встречаясь довольно часто в субальпийском и в верхней части лесного поясов.

Изучение чисел хромосом часто оказывается полезным при интродукционных работах. Если в пределах одного рода обнаруживаются как полиплоидные, так и диплоидные формы, то первые чаще всего оказываются более пластичными, легче приспосабливаются к новым условиям произрастания. Данные о числах хромосом часто оказывают существенную помощь при выяснении родственных связей между видами внутри рода.

В роде Valeriana встречаются два основных числа хромосом — семь и восемь. Первое число характерно для *V. officinalis* и близких ей видов, в то время как второе встречается у видов, не являющихся родственными валериане лекарственной [11].

Числа хромосом известны лишь для трех кавказских видов валерианы: *V. tuberosa* L., *V. alpestris* и *V. saxicola* C. A. Mey. Все они оказались диплоидными ($2n=16$). На основании этих данных И. И. Тумаджанов и Р. К. Беридзе считают, что для кавказских видов валерианы, имеющих стенотопные ареалы, полиплоидия не свойственна, в противоположность широко распространенным видам, родственным валериане лекарственной [12].

П. Г. Жукова [13] указывает для *V. alliariifolia* необычное для рода число хромосом — 22, свойственное роду Patrinia Juss. По данным Зейца [14], у этого вида 16 хромосом. Наше исследование числа хромосом у этого вида подтверждает результат второго автора, а первое определение, по-видимому, следует считать ошибочным, тем более, что происхождение материала, на котором оно было проведено, неизвестно.

У *V. alpestris*, в подтверждение данных Соколовской и Стрелковой (цит. по: [11]), и у *V. tiliifolia*, число хромосом у которой подсчитано впервые, мы обнаружили также диплоидный набор хромосом (рис. 1, *а*).

Интересные результаты получены нами при изучении *V. cardamines* и *V. eriophylla*. Первый вид оказался тетраплоидным, а *V. eriophylla* — гексаплоидна (см. рис. 1, *б*, *в*).

V. cardamines чрезвычайно близка к переднеазиатской *V. sisimbriifolia* Vahl. [3], имеющей 16 хромосом [11]. Если эти два вида действительно имеют общее происхождение, то *V. cardamines* является более молодым видом, имеющим кавказское происхождение, в то время как второй вид стоит ближе к предковому типу.

Асплунд [15] обнаружил у европейской *V. phu* L. 48 хромосом. Такое же число хромосом имеет и *V. eriophylla*. Это является еще одним доказательством чрезвычайной близости этих видов и подтверждением предположения о том, что *V. eriophylla* является родоначальницей столь известного в древности и культивировавшегося растения, каким является европейская *V. phu* [3]. В то же время *V. eriophylla* морфологически близка к тетраплоидной *V. cardamines*, особенно большое сходство наблюдается с var. *hirzuta* Karjiagin, характеризующейся цельными прикорневыми листьями и опушенными нижними междоузлиями стебля. Возможно, *V. eriophylla* возникла в результате интрогрессивной гибридизации одной из форм *V. cardamines* и какой-то диплоидной валерианы с последующим удвоением числа хромосом и стабилизацией полиплоида. Во всяком случае, эта валериана является относительно молодым видом, чем, по-видимому, объясняется ее небольшой ареал.

Мы считаем, что полиплоидные *V. cardamines* и *V. eriophylla* более перспективны для интродукции и должны лучше приспосабливаться к новым условиям выращивания.

Плод валерианы — аггедула: нижний, синкарпный, тримерный. В морфологии его имеются видовые особенности, которые рассмотрены нами ранее [16]. Эндокарпий зрелого плода одревесневает, в то время как остальные слои перикарпия остаются неодревесневшими. Биология прорастания семян кавказских видов валерианы не изучена.

В природе семена, попав в почву, прорастают на следующий год (в мае-июне). При опытном посеве в условиях Главного ботанического сада свежесобранными семенами в июле-сентябре проростки появлялись в начале мая следующего года. Прорастание растянутое, проростки можно встретить в естественных условиях на протяжении почти всего лета — до августа месяца. Такое растянутое прорастание семян можно объяснить, с одной стороны, наличием у них одревесневшего перикарпия, с другой — возможной физиологической разнокачественностью семян, формирующихся при разных погодных условиях, что, в свою очередь, связано со строением соцветия. Лабораторные опыты по изучению прорастания семян разных видов при различных температурных режимах выявили некоторые видовые отличия (табл. 1).

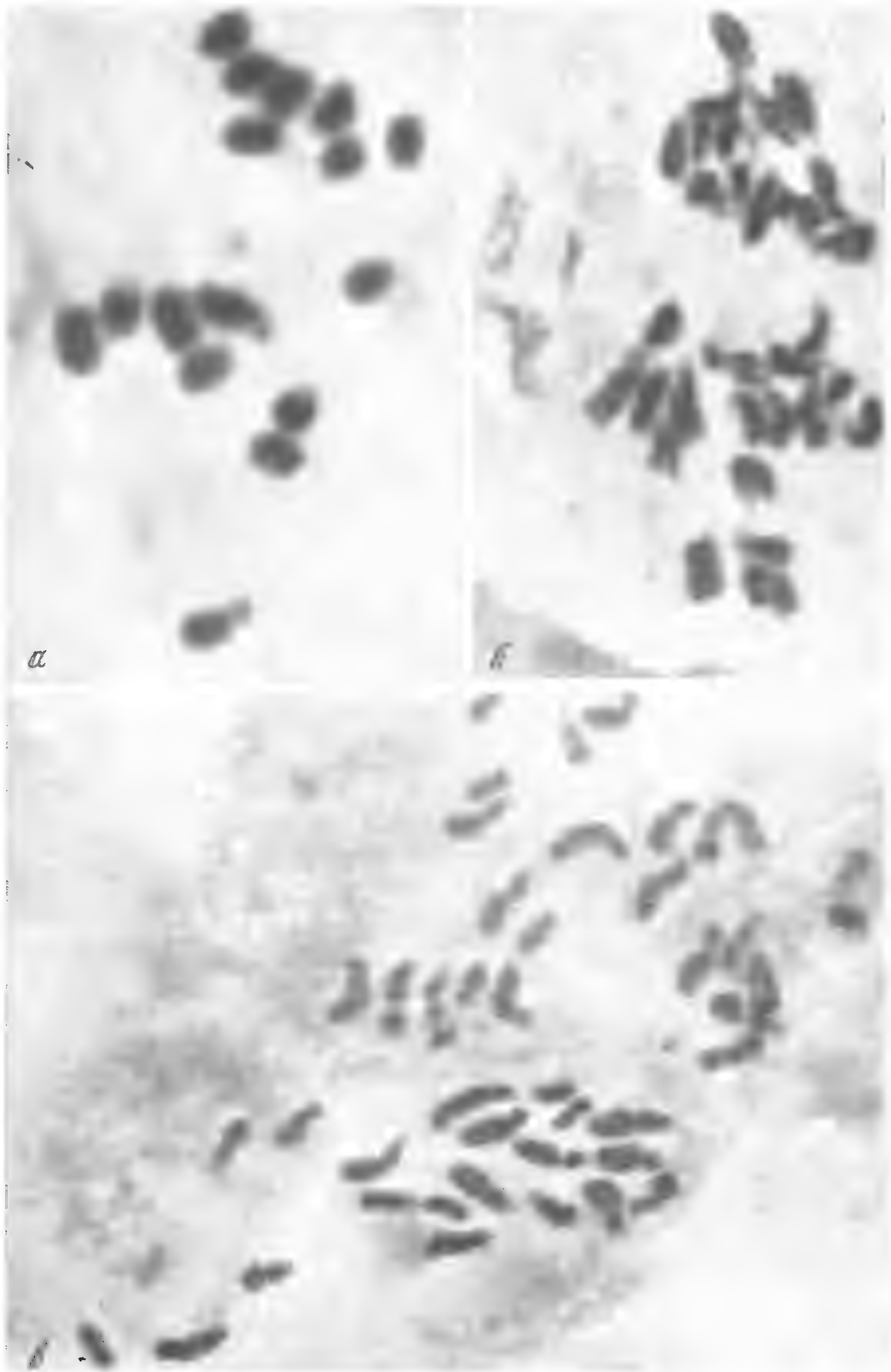


Рис. 1. Метафазные пластинки хромосом из клеток корешков кавказских видов валерианы

а — V. tiliifolia; *б* — V. cardamines; *в* — V. eriophylla

Семена *V. alpestris*, *V. tiliifolia* и *V. alliariifolia* отличаются замедленным и трудным прорастанием. Первые проросшие семена появляются на 37—49-й день после начала опыта. В разных вариантах прорастало от 6 до 25% семян. Семена этих видов не прорастают при комнатной температуре, лишь у *V. alpestris* в этих условиях проросло несколько семян. Оптимальной для прорастания семени этих видов является переменная температура.

Таблица 1

Прорастание семян валерианы (в %) в лабораторных условиях при различных температурных режимах

Вид	3—4°	7—9°	18—20°	24 ч при 3—4° и 24 ч при 18—20°
V. alliariifolia	12	10	0	22
V. tiliifolia	14	18	0	24
V. alpestris	6	12	3	25
V. eriophylla	54	62	17	48
V. cardamines	63	56	6	35

Таблица 2

Влияние перикарпия на прорастание семян кавказских видов валерианы

Вид	Семена с эндокарпием		Семена без перикарпия	
	3—4°	18—20°	3—4°	18—20°
V. alliariifolia	11	0	21	5
V. tiliifolia	15	0	28	0
V. alpestris	9	3	26	42
V. eriophylla	56	61	68	25
V. cardamines	60	58	65	58

Семена двух других видов отличаются гораздо лучшей всхожестью и большей энергией прорастания. Их прорастание начинается на 20—28-й день. Семена всходят и при комнатной температуре, однако для них необходимо предварительное охлаждение. Оптимальной для прорастания семян *V. cardamines* является температура 3—4°, а для *V. eriophylla* — 7—9°.

Для выяснения влияния перикарпия плода на прорастание был поставлен опыт, в разных вариантах которого на проращивание ставили плоды со снятыми экзо- и мезокарпием и семена без перикарпия (табл. 2).

Эти опыты выяснили, что экзо- и мезокарпий практически не влияют на прорастание, в то время как эндокарпий задерживает прорастание семян. При температуре 3—4° семена всех видов со снятым перикарпием прорастали лучше. При комнатной температуре снятие перикарпия лишь у *V. tiliifolia* не оказало никакого влияния на прорастание, у всех остальных видов оно вызвало значительное его улучшение.

Семена изученных видов валерианы быстро теряют всхожесть. После двух лет воздушно-сухого хранения прорастают лишь единичные семена, а после трех лет они не прорастают вообще.

Для всех изученных видов характерен надземный тип прорастания. Первым при прорастании семени появляется корешок, за ним — гипокотиль, который, вытягиваясь и выпрямляясь, выносит семядоли на поверхность почвы. Через 3—4 нед. после прорастания из эпикотильной почки развиваются один-два настоящих листа. Продолжительность жизнедеятельности семядолей в различных экологических условиях и у разных видов колеблется от 0,5 до 2,5 мес. Главный корень проростка обладает контрактильностью, в результате чего утолщенный гипокотиль и несколько эпикотильных междоузлий оказываются в конце первого года жизни сеянца углубленными в почву. Таким образом, у валерианы формируется корневище гипогеогенного происхождения.

В течение нескольких лет корневище нарастает своей верхушкой, ежегодно формируя розетку ассимилирующих листьев. Ветвление корневища

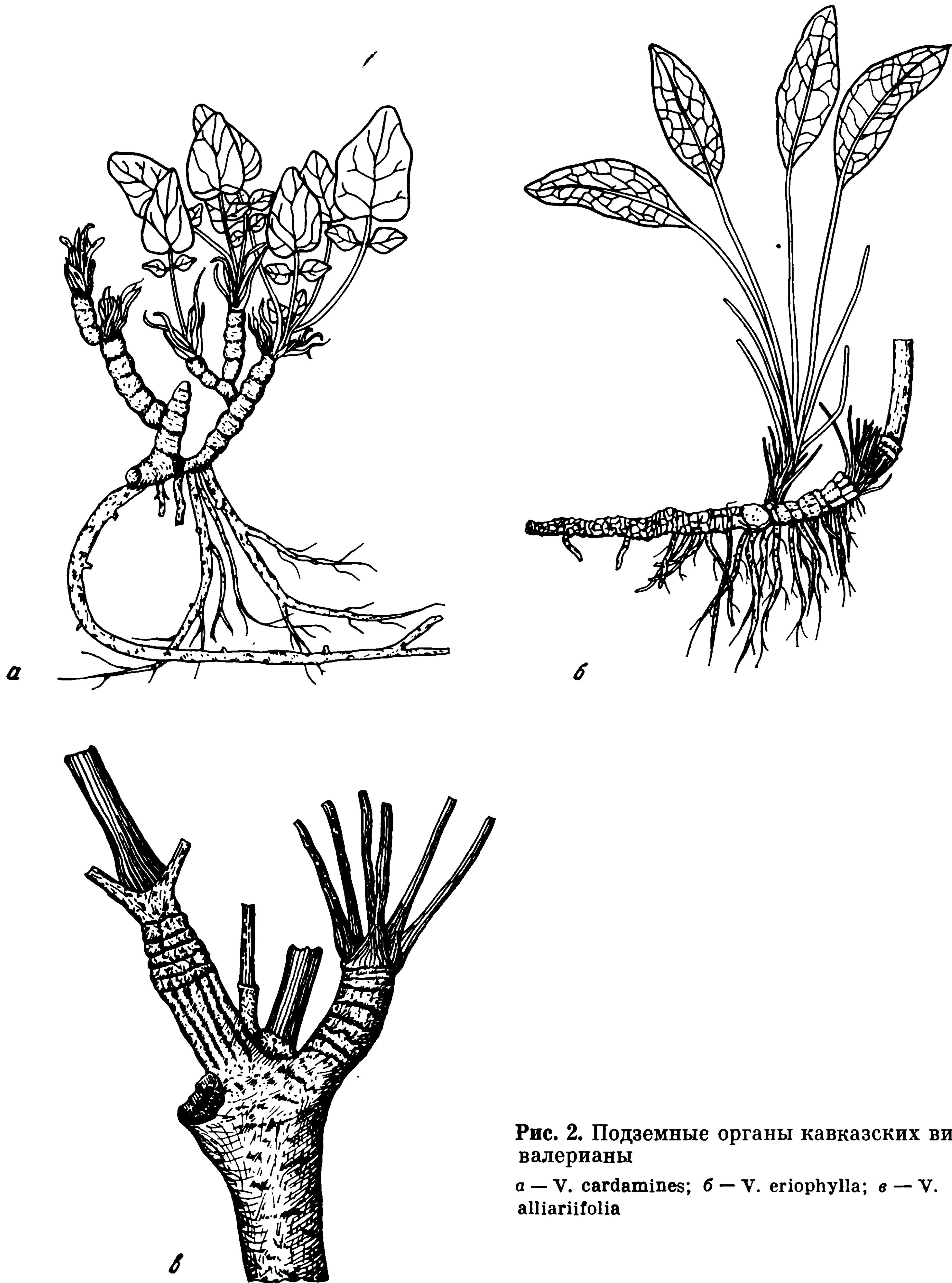


Рис. 2. Подземные органы кавказских видов валерианы

а — V. cardamines; *б* — V. eriophylla; *в* — V. alliariifolia

обычно связано с переходом к генеративному состоянию, однако у *V. cardamines* оно начинается уже на ювенильной стадии. Главный корень *V. cardamines* и *V. eriophylla* отмирает уже на второй-третий год жизни растения и заменяется системой придаточных корней. У *V. alpestris* он отмирает на четвертый-пятый год, а у *V. tiliifolia* и *V. alliariifolia* сохраняется в течение всей жизни растения, за исключением сенильного периода.

Первое цветение в естественных условиях у кавказских видов валерианы наступает не ранее 4—5 лет. У *V. cardamines* формируется сильно разветвленное корневище с большим количеством придаточных корней. Побеги его моно-, ди-, редко трициклические. Часто встречаются побеги с

неполным циклом развития, верхушечная почка которых отмирает в вегетативном состоянии. Монокарпические побеги ортотропные или ортотропно-плагиотропные. Этот вид, по классификации И. Г. Серебрякова [17], можно отнести к рыхлокустовым дерновым многолетникам (рис. 2, *а*).

V. alpestris и *V. eriophylla* имеют плагиотропное корневище, монокарпические побеги которого являются большей частью полициклическими, лишь в редких случаях встречаются ди- и трициклические побеги. Парциали этих видов при вегетативном размножении расползаются в стороны. Эти валерианы относятся к группе короткокорневищных растений (см. рис. 2, *б*).

У *V. tiliifolia* и *V. alliariifolia* в ходе онтогенеза формируется ветвистый каудекс и мощный стержневой корень. У первого вида стержневой корень сочетается с придаточной корневой системой. Преимущественное развитие получает стержневой корень, лишь в редких случаях он заменяется придаточными корнями. Побеги ортотропные или плагиотропно-ортотропные, большей частью моно- и дициклические. Эти виды относятся к многоглавым стержнекорневым многолетникам (см. рис. 2, *в*).

Многие вопросы, возникающие при введении растений в культуру, связаны со способами его размножения. Размножение изученных видов можно производить семенами, но при этом нужно иметь в виду, что они быстро теряют всхожесть. Поэтому посев лучше проводить свежесобранными семенами под зиму или ранней весной.

Как следует из наблюдений за биологией развития растений валерианы, развитие их из семян происходит довольно медленно, в связи с чем большое значение приобретает возможность вегетативного размножения.

Как показывают наблюдения, размножение *V. tiliifolia* и *V. alliariifolia* в природе происходит исключительно семенным путем. Партикуляция корневища у этих видов связана не с вегетативным размножением, а со старением организма, разделения партикул при этом не происходит. Однако потенциальные возможности для вегетативного размножения этих видов все-таки имеются. Как показал опыт, эти виды можно успешно размножать участками корневищ, на которых имеются многочисленные спящие почки, трогающиеся при этом в рост. Такие участки корневища быстро укореняются за счет образования придаточных корней.

У *V. cardamines*, как и у предыдущих видов, возобновление идет семенным путем, несмотря на то, что ее корневище интенсивно ветвится. Возможности вегетативного размножения у этого вида ограничиваются скальными условиями произрастания. К тому же распадение куста на отдельные парциали связано скорее с процессами старения, чем с размножением. Но потенциальные возможности вегетативного размножения растений этого вида в условиях культуры очень велики.

V. eriophylla и *V. alpestris* на субальпийских и альпийских лугах Кавказа размножаются преимущественно вегетативно. Семенное возобновление растений в этих условиях вообще подавлено густым травяным покровом. В связи с этим можно полагать, что трудности с вегетативным размножением при культивировании этих видов вряд ли могут возникнуть.

Таким образом, на основании изучения морфологических и биологических особенностей пяти кавказских видов валерианы можно сделать следующие выводы.

Бóльшая часть изученных видов произрастает в мезофильных условиях (в верхней части лесного и в субальпийском поясах) и может легко интродуцироваться в условиях г. Москвы.

V. cardamines и *V. eriophylla* — полиплоидные виды, они более перспективны для целей интродукции.

Для прорастания семян кавказских видов валерианы необходим более или менее длительный период охлаждения. Эндокарпий плода играет существенную роль в задержке прорастания.

В прохождении различных стадий онтогенеза имеются видовые особенности. Изученные виды относятся к трем разным жизненным формам.

Размножение изученных видов валерианы в культуре лучше производить вегетативным путем.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Грубов В. И.* Семейство Valerianaceae L.— В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, т. 23, с. 585.
2. *Гаммерман А. Ф., Громм И. И.* Дикорастущие лекарственные растения. М.: Медицина, 1976.
3. *Гроссгейм А. А.* Растительные богатства Кавказа. М.: МОИП, 1952.
4. *Карягин И. И.* О некоторых кавказских видах рода Valeriana L.— Труды ин-та ботаники АН АзССР, 1950, т. 15, с. 10—26.
5. *Золотницкая С. Я.* Лекарственные ресурсы флоры Армении, т. 2. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1965.
6. *Сердюков Б. В.* Опыт интродукции декоративных травянистых растений кавказской флоры в некоторых ботанических садах СССР.— Вопросы интродукции и зеленое строительство, 1970, т. 73, № 4, с. 70—79.
7. *Серебряков И. Г.* О методах изучения ритмики сезонного развития растений в стационарных ботанических исследованиях.— Уч. зап. Московского гор. пед. ин-та, 1954, т. 37, вып. 2.
8. *Серебряков И. Г.* Жизненные формы высших растений и их изучение.— В кн.: Полевая геоботаника. М.; Л.: Наука, 1964, т. 3, с. 164—205.
9. *Паушева З. П.* Практикум по цитологии растений. М.: Колос, 1970.
10. *Гогина Е. Е., Сурова В. П.* Некоторые результаты и перспективы интродукции дикорастущих декоративных растений Кавказа.— В кн.: Ботанико-географические районы СССР. Перспективы интродукции растений. М.: Наука, 1974, с. 5—21.
11. Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969.
12. *Тумаджанов И. И., Беридзе Р. К.* К кариграфическому изучению адпивальной флоры Большого Кавказа.— Бот. журн., 1968, т. 53, № 1, с. 58.
13. *Жукова П. Г.* Кариология некоторых растений, переселенных в Полярно-альпийский ботанический сад.— В кн.: Переселение растений на полярный север. Л.: Наука, 1967, ч. 2, с. 130—149.
14. *Seitz W.* Zytotaxonomishe Studien an Valerianaceen I.— Ber. Dtsch. bot. Ges., 1969 (1970); Bd. 82, H. 10/11, S. 651—655.
15. *Asplund E.* Studien über die Entwicklungsgeschichte der Bluten einiger Valerianaceen.— Kgl. sven. vetenskapsakad. handl., 1920, Bd. 61, N 3.
16. *Горбунов Ю. Н.* Морфология плодов кавказских видов валерианы.— Бюл. Глав. бот. сада, 1978, вып. 108, с. 30—37.
17. *Серебряков И. Г.* Экологическая морфология растений. М.: Высшая школа, 1962.

Главный ботанический сад АН СССР

К ФЛОРЕ СОВЕТСКОГО ДАЛЬНЕГО ВОСТОКА
(дополнение IV)

В. Н. Ворошилов

В настоящей статье[1] приводятся по большей части неопубликованные еще новинки для флоры советского Дальнего Востока, данные о расширении ареалов ряда видов в пределах дальневосточного региона и критические замечания к некоторым таксонам. Бо̀льшая часть очень интересных новых видов [*Potamogeton lucens* L., *Najas flexilis* (Willd.) Rostk. ex Schmidt, *Carex albata* Boott, *C. glacialis* Mackenz., *Calystegia japonica* Choisy и др.] уже опубликована разными авторами в последнее время. Кроме того, здесь приведены также виды, выявленные нами в процессе критического пересмотра более старых сборов.

Arachniodes miqueliana (Maxim. ex Franch. et Savat.) Ohwi [*Dryopteris miqueliana* (Maxim. ex Franch. et Savat.) C. Christ.]. Раньше был известен с горы Ливадийской в Приморском крае; найден также на о-ве Сахалин (Невельский р-н, пос. Придорожный, смешанный лес на северном склоне, 11. IX. 1966 г., А. М. Черняева и Е. Шаромова) и на Курильских островах (о-в Кунашир, в 16 км по дороге на Горячий источник, в лесу, 22. VII. 1973 г., Е. Н. Здоровьева и Волкова).

Athyrium changpaishanense Ching. Имеется хороший образец с горы Ливадийской в Шкотовском р-не Приморского края (в ельнике среди камней у ключа на северном склоне, 23. IX. 1959 г., Д. П. Воробьев и И. В. Колбина). Определено R. C. Ching в 1961 г.

Botrychium strictum Underw. Собрано в Приморском крае (Шкотовский р-н, гора Ливадийская, смешанный хвойно-мелколиственный лес, 600 м над ур. моря, 15. IX. 1965 г., В. Н. Ворошилов, № 8169).

Cleistogenes andropogonoides Honda. Собрано в Октябрьском р-не Приморского края (луг в пойме р. Раздольной, 16. IX. 1965 г., В. Н. Ворошилов). Раньше этот образец ошибочно был определен как *C. squarrosa* (Trin.) Keng, заносный характер которого было трудно объяснить. *C. andropogonoides* отличается от *C. squarrosa* в два раза более длинными (около 1 см длины) остями хазмогамных цветков. Ее ареал захватывает соседнюю северо-восточную часть Китая и, таким образом, должен быть расширен и на нашу территорию.

Diarrhena japonica Franch. et Savat. Собрано на Курильских островах (о-в Кунашир, ручей в 8 км к северу от пос. Менделеева, 25. VIII. 1972 г., Л. М. Алексеева, № 5422).

Scirpus lineolatus Franch. et Savat. Собрано близ пос. Терней Приморского края (песчаное дно оз. Японского, на глубине 3—10 см, 17.IX.1969 г., В. Н. Ворошилов, в фазе бутонизации).

[1] Первых три дополнения опубликованы в «Бюллетенях Главного ботанического сада», 1960, вып. 38; 1961, вып. 40; 1963, вып. 49.

Carex japonica Thunb. Образец с Курильских островов (о-в Кунашир, лес близ пос. Алехина, 24.VI.1963 г., В. А. Нечаев) относится к var. *humilis* Franch. (*C. aphanolepis* Franch. et Savat.), отличающейся от var. *japonica* небольшими, совсем сидячими пестичными колосками и другими признаками. На Кунашире же (ольхово-ивовый высокотравный лес близ пос. Рудный, 16.VII.1963 г., Е. М. Егорова, № 1058) была собрана *C. doniana* Spreng. [*C. japonica* var. *chlorostachys* (Clarke) Kuk.], близкая к японской осоке, но с более длинными и узкими пестичными колосками и значительно более широкими листьями, чем у C. japonica.

C. oxyandra (Franch. ex Savat.) Kudo. Образец, собранный около Паужетки Усть-Большерецкого р-на на Камчатке (луговой склон с кустарником вблизи выходов фумарол в долине ручья Лучшего, 21. VIII. 1969 г., Л. С. Плотникова и Н. В. Трулевич), по ряду признаков (густо опушенные мешочки 2,0—2,5 мм длиной, светлые чешуи колосков, листья 1,5—2,0 мм шириной) приближается к американской *C. deflexa* Hornem., но имеет более короткие ножки пестичных колосков и более высокие стебли, до 45 см высоты (вместо 10—25). Возможно, это переходная форма.

Eriocaulon sachalinense Miyabe et Nakai. Раньше принимался нами как синоним *E. atrum* Nakai; хорошо отличается от последнего двумерными (а не трехмерными) цветками. Найден В. С. Шагой в Хабаровском крае, Ульчском р-не в урочище Марковского, на ситниково-сфагновом болоте, 23. VIII. 1970 г., № 69.

Luzula multiflora (Retz.) Lej. На Дальнем Востоке распадается на ряд подвидов, из которых subsp. *multiflora* известен лишь как заносный, а наиболее распространены subsp. *sibirica* V. Krecz. и subsp. *kjellmanniana* (Miyabe et Kudo) Tolm. Более всего отличается от них subsp. *kobayasii* (Satake) Hult., найденный в нескольких местах на Камчатке, Командорских и северных Курильских островах. Характеризуется более широкими (до 7 мм ширины) листьями и светлыми широкими прицветниками.

L. piperi (Cov.) Jones. Хороший вид, родственный *L. wahlenbergii* Rupr., найденный в СССР на Камчатке, Командорских (о-в Беринга) и Курильских (о-в Парамушир) островах.

Platanthera dilatata (Pursh) Lindl. ex G. Beck. Найдена нами в 1967 г. в двух местах на о-ве Беринга, где растет отнюдь не единично. Раньше мы считали ее произрастание на Командорских островах сомнительным.

Salix stolonifeta Cov. Вид, близкий к *S. kurilensis* Koidz., отличающийся от последнего несколько клиновидным (слегка сердцевидным) основанием листовой пластинки, другим характером жилкования, черно-бурыми (а не красноватыми) прицветными чешуями, черными коробочками и более длинными столбиками. Собрано на Командорских островах: на о-ве Медном Л. С. Плотниковой и дважды на о-ве Беринга Л. С. Плотниковой и К. Д. Степановой.

Pilea hamaoi Makino. Имеется несколько сборов Л. М. Алексеевой с о-ва Кунашира (южные Курильские острова) в 1969, 1972, 1974 и 1976 гг.

Rumex jacutensis Kom. Имеется три сбора из Хабаровского края: один из Аяно-Майского (близ пос. Аяна, у ручья, 5. VIII. 1972 г., В. Н. Ворошилов) и два из Тугуро-Чумиканского р-на (приморский песчаный злаковый луг на правом берегу р. Тыль, 7. VIII. 1961 г., М. А. Ахметьев; первая надпойменная терраса р. Кутын близ Тугура, осоковое болото, 14. VII. 1969 г., Н. С. Шеметова). Наши образцы очень похожи на якутские по форме листьев, характеру подземных органов и общему габитусу, но отличаются от них значительно меньшим опушением снизу листьев. Возможно, это особый подвид.

Stellaria crispa Cham. ex Schlecht. Собрано на Командорских островах (на северо-западе о-ва Беринга, 14.VII.1975 г., Лукашенко).

Cerastium aleuticum Hult. Собрано на Командорских островах (о-в Медный, на осыпи, 29.VII.1967 г., В. Н. Ворошилов). Вид, близкий к *C. alpinum* L.

Ranunculus yezoensis Nakai. Собрано на Курильских островах (о-в Итуруп, оз. Малое близ пос. Куйбышева, в воде, 23.VIII.1961 г., В. Н. Ворошилов).

Cardamine manshurica (Kom.) Nakai. Собрано в Тернейском р-не Приморского края: бухта Амгу, скалы на берегу моря, 10.VIII.1968 г., Б. П. Колесников.

Smelovskia tilingii (Regel) Worosch. comb. nov.— *S. alba* (Pall.) Regel var. *tilingii* Regel, in Bull. Soc. Nat. Mosc. (1861) 34,3; 209 (in nota). Приаянский эндемик; собрано в окрестностях пос. Аян Хабаровского края на осыпи, 600 м над ур. моря 28. VII. 1965 г., В. Н. Ворошилов, там же, на щебнистом склоне сопки, 29. VII. 1965 г., им же.

Thermopsis lanceolata R. Br. (Th. dahurica Czefr.). Собрано близ пос. Джалинды Сковородинского р-на Амурской обл. (песчаный берег р. Амур, 6. VII. 1964 г., Н. С. Павлова и А. Сивуда).

Epilobium fauriei Levl. Образец, собранный в долине гейзеров Елизовского р-на на Камчатке (20. VIII. 1974 г., И. Н. Кадис), по габитусу, форме листьев и опушению едва ли отличается от алеутско-аляскинского *E. leptocarpum* Hausskn. var. *leptocarpum*, но на единичных экземплярах в пазухах листьев образует луковички, как у *E. fauriei*. Вероятно, это переходная форма.

Circaea mollis Siebold et Zucc. Собрано на Курильских островах (о-в Кунашир, ручей в 8 км севернее пос. Менделеева, смешанный лес, 28.VIII.1972 г., Л. М. Алексеева, № 5423). Наши растения не вполне типичны.

Cnidium filisectum Nakai et Kitag. Собрано в Приморском крае (Верхний Рудник, Дальнегорского р-на, щебнистый известняковый склон, 700 м над ур. моря, 21. IX. 1968 г., В. Н. Ворошилов). Вид, близкий японскому C. tachiroei (Franch ex Savat.) Makino.

Gentiana aquatica L. Собрано близ пос. Сковородино Амурской обл. на открытой, умеренно увлажненной лужайке, 20. VII. 1964 г., П. Г. Горовым и Н. С. Павловой.

Teucrium japonicum Houtt. Собрано на Курильских островах (о-в Кунашир, пос. Менделеева, в сыром смешанном лесу, 18.IX.1956 г., Д. П. Воробьев, № 105).

Veronica pseudolongifolia Printz. На юге Приморья заменяет *V. longifolia* L. Отличается от последней сидячими или почти сидячими листьями и другими признаками. Имеются сборы из района Владивостока, Михайловского, Кировского и других районов Приморского края.

V. sachalinensis Yamazaki (*V. subsessilis* auct. non. Carr., non *V. sachalinensis* Boriss.) близка к японской *V. subincanovelutina* Koidz. Собрана в нескольких местах на Сахалине, например в Александровск-Сахалинском (каменистый склон сопки в долине р. Китоуси, 29.VI.1968 г., Е. М. Егорова, № 4728) и в Тымовском (близ пос. Соболи, пойма р. Славки, 25.VII.1976 г., Е. М. Егорова и М. С. Александрова) районах.

Galium japonicum Mekino. Собрано на Курильских островах (о-в Кунашир, Горячее озеро близ пос. Алехина, смешанный лес, 2.VIII.1961 г., В. Н. Ворошилов).

Saussurea riederi Herd. subsp. *yezoensis* (Maxim.) Kitam. Собрана дважды на островах Малой Курильской гряды: на о-ве Полонского (юго-западное побережье острова, разнотравно-злаковый луг, VIII.1968 г., Б. Г. Бутовский и Т. Мельникова) и на о-ве Юрий (разнотравный луг к югу от бухты Широкой, 20.VIII.1968 г., они же).

Lactuca elata Hemsl. Растения этого вида собирали на южных Курильских островах, например на о-ве Кунашир (хвойно-широколиственный лес по дороге из пос. Алехина на Горячее озеро, 10.VII.1960 г., А. М. Черняева) и на о-ве Итуруп (кленово-березовый лес у оз. Лебединого близ пос. Курильска; 26.VIII.1970 г., Е. М. Егорова).

Главный ботанический сад АН СССР

МАТЕРИАЛЫ К БОТАНИКО-ГЕОГРАФИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ОБЛЕПИХИ ГОРНО-БАДАХШАНСКОЙ АВТОНОМНОЙ ОБЛАСТИ

В. И. Авдеев

Согласно современным представлениям, семейство лоховых подразделяется на три рода: облепиха, лох и шефердия. В пределах рода облепиха выделяется три вида: облепиха крушиновая, облепиха тибетская и облепиха иволистная. Такое деление рода не является общепризнанным, некоторые авторы признают в роде всего один-два вида. Различно понимается и объем вида облепиха крушиновая, в пределах которого выделяются географические расы (подвиды) и разновидности [1—4]. Финский ботаник А. Руси признает в роде три вида, а облепиху крушиновую подразделяет на девять подвидов (географических рас), включая облепиху Средней Азии в состав туркестанского подвида (цит. по: [2]).

В качестве таксономических систематики часто используют признаки, сильно варьирующие даже в пределах самих подвидов и встречающиеся в различных частях ареала облепихи (например, форма, размер и окраска листовой пластинки, высота растений, опушенность побегов и листьев, форма, размер, окраска семян и др.).

Ботаникам, изучавшим облепиху в природной обстановке, известно, что она чрезвычайно полиморфна и имеет широкий диапазон варьирования признаков.

В связи с противоречивостью мнений о систематике облепихи и ее полиморфизмом изучение изменчивости этого ценного растения в природных популяциях представляет большой научный и практический интерес. Особое внимание при этом следует обращать на признаки, стабильные в пределах определенной области распространения и имеющие адаптивное значение [5, 6].

Памирская облепиха, произрастающая в Горно-Бадахшанской автономной области, относится к туркестанскому подвиду и сравнительно слабо изучена в ботанико-географическом плане [7—10].

Основные массивы памирской облепихи находятся на Западном Памире. Во флористическом отношении этот район близок к Передней Азии, поэтому, очевидно, памирская (западнопамирская) облепиха близка к облепихе Афганистана. В географическом отношении Западный Памир неравноценен: в северной части он отграничен Дарвазским хребтом (по р. Ванч), географически связанным с Гиссаром.

Памир является высокогорной страной, и ареал памирской облепихи в определенной степени отчленен от основного ареала среднеазиатской облепихи. Нашей задачей было обследовать облепиху в западной части Памира, изучить ее морфобиологические особенности, нанести на карту ареал и сопоставить полученные данные со сведениями по облепихе Евразии, в том числе из восточной и юго-восточной частей ареала, которые наименее изучены. Специальных исследований восточнопамирской облепихи мы не проводили, но изучали облепиху, растущую по р. Памир, связанной с Восточным Памиром. Кроме того, для анализа привлекали и литературные сведения [1, 2, 8—10].

Были проведены подробные маршрутные обследования берегов важнейших рек Западного Памира: Пяндж, Ванч, Гунт, Шахдара, Памир, частично Бартанг. Одновременно изучали заросли на притоках этих рек, географически частично связанных с Восточным или Центральным Памиром. Отмечали места произрастания облепихи по обоим берегам рек, всем боковым ущельям и у подножий хребтов, указывая ближайшие населенные пункты. Нанесение на карту проводили точечным методом.

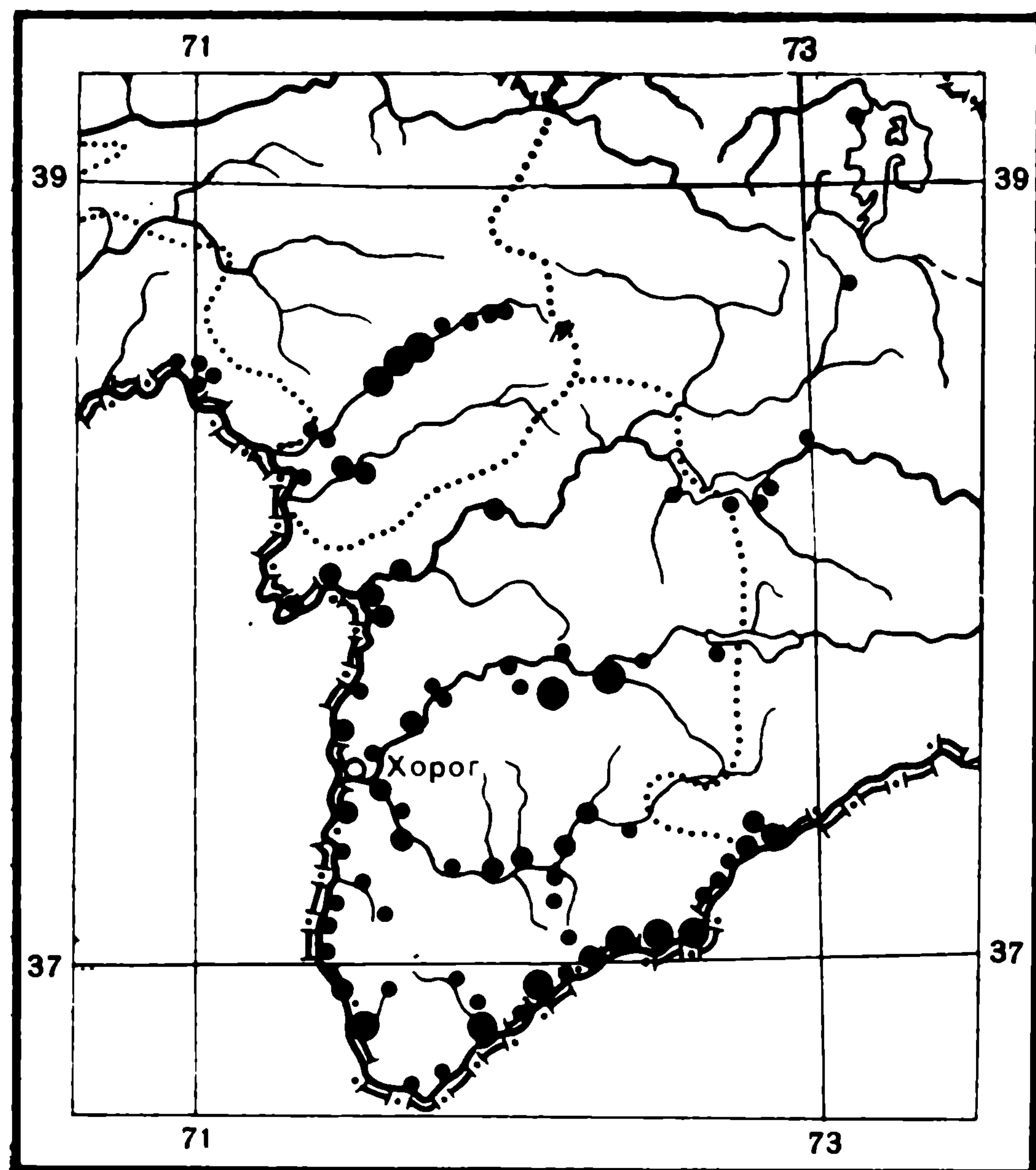


Рис. 1. Местонахождения облепихи в пределах Горно-Бадахшанской АО

Точками разной величины показаны различные по размеру заросли

При проведении исследований мы исходили из представления о популяционной структуре таксонов, изложенного в работе А. К. Скворцова [5]. Растения облепихи, произрастающие по берегам отдельных рек, рассматривались как мезо- или макропопуляции, в пределах которых можно вычленить и микропопуляции (в отдельных ущельях и складках хребтов), учитывая высокую пространственную изоляцию отдельных биотопов. Облепиха Западного Памира принимается нами как мегапопуляция [5]. В дальнейшем, при получении экспериментального материала, мы надеялись уточнить эти методические допущения.

В процессе изучения мы обращали внимание как на основные морфобиологические признаки отдельных популяций, характеризующие облепиху Западного Памира, так и на те, которые привлекались нашими предшественниками, исследовавшими облепиху в Евразии. Изучение полиморфизма основывалось на типах изменчивости признаков в популяциях растений, предложенных Институтом экологии растений и животных Уральского научного центра АН СССР [11].

Для сравнительного анализа мы привлекали данные изучения облепихи в других районах СССР. В 1974—1975 гг. было проведено подробное изучение восточносибирской облепихи, произрастающей в Бурятской АССР по р. Темник с ее рукавами Яган-Гол и Цаган-Гол (совхоз «Облепиховый» Селенгинского р-на). В те же годы в коллекциях плодовой опытной станции Тимирязевской с.-х. академии (г. Москва) мы изучали облепиху: западносибирскую (Алтай), североказахстанскую (г. Щучинск Кокчетавской обл.), северокавказскую (г. Нальчик Кабардино-Балкарской АССР) и прибалтийскую (г. Калининград).

Приводим далее основные результаты изучения памирской облепихи. *Географическое распространение.* На рис. 1 показан ареал памирской облепихи, нанесенный на карту по данным собственных исследований и литературным материалам [8—10]. На Западном Памире облепиха произрастает по всем основным рекам и в части их ущелий. К Горно-Бадахшанской АО относится и субтропическая часть Дарваза (Калаи-Хумбский р-н), однако места произрастания облепихи там (по р. Пяндж) очень фрагментарны. Большой интерес представляет облепиха в районе кишлака Лянгар (218 км от г. Хорога) — по р. Пяндж в пределах Западного Памира. Здесь река образуется от слияния р. Памир, берущей начало в районе оз. Зоркуль

(Восточный Памир), с р. Вахан-Дарья, исток которой находится в горах на границе Афганистана и Индии. Согласно карте А. Руси (цит. по: [2]), здесь находится западная часть ареала иволистной облепихи. Река Пяндж является продолжением крупной и многоводной р. Вахан-Дарья. Река Памир играет подчиненную роль в качестве притока. По реке Памир заросли облепихи незначительны и заканчиваются в 35—40 км от Лянгара.

Облепиха произрастает на Памире на разных высотах. На Западном Памире по крупным рекам она растет на высоте от 1750—1800 до 3400—3500 м над ур. моря, по боковым ущельям этих рек — обычно на высоте от 2500 до 3500 м. На Западном и Восточном Памире, в районе оз. Сарез, облепиха растет на высоте 3330—3350 м [8], по р. Юль-Мазар (притоку р. Памир) и р. Танымас — на высоте 3750—3800 м [9, 10]. В Калаи-Хумбском р-не Горно-Бадахшанской АО, по р. Пяндж, облепиха произрастает на высоте 1200—1500 м над ур. моря.

Морфобиологические особенности. В Западном Памире во всех местах произрастания облепихе присущ высокий полиморфизм по огромному числу признаков, что характерно и для всех остальных районов Евразии. Отметим основные признаки.

Для популяций облепихи, выделенных нами, наиболее характерна индивидуальная изменчивость [11]. Высота растений западнопамирской облепихи колеблется от 0,5—0,7 до 10—14 м. Особенно высокоросла ванчская облепиха. По этому признаку прослеживается клина: от русел крупных рек до предельного распространения облепихи по ущельям хребтов. В последнем случае средняя высота растений обычно 1—1,5 м (от 0,5 до 2—2,5 м). Вдоль же самих русел рек, от истока к устью, клина практически не прослеживается. Такой же характер изменчивости имеет продуктивность растений; в ущельях она минимальная. Форма листовой пластинки варьирует от широко- до узколанцетной; величина пластинки листа колеблется от 0,5—0,6 до 4—5 см^2. Черешок — от 1,5 до 5,5 мм длины, и его размеры не зависят от длины листовой пластинки. Окраска листьев варьирует от светло- до темно-зеленой, окраска коры прошлогоднего побега — от коричнево-серой до серебристой, многолетних осей — от темно- до серовато-коричневой. Встречаются особи, имеющие годичные побеги как со многими силлептическими побегами (и соответственно колючками), так и с ничтожным числом этих побегов. Форма плодов колеблется от плоскоокруглой до удлиненной, их окраска — от желтой до темно-красной. Вес 100 сырых плодов — от 4—5 до 17—19 г. Особенно малы плоды ванчской облепихи. Длина плодоножки — от 3,0 до 7,5 мм, обычно 4—5 мм. Форма семян бывает от округлой до веретеновидной, удлиненной. Сырой вес 1000 семян колеблется от 5—6 до 11—12 г, обычно же 7—9 г.

Таким образом, в популяциях облепихи соседствуют растения с различными вариациями признаков. Как известно, полиморфизм популяций растений имеет важное значение в процессах адаптации видов к внешним условиям среды и характеризует лабильность таксонов [5, 6 и др.]. Но, как отмечала Е. Н. Синская, эти признаки в пределах популяции присущи формам, «одинаково приспособленным к современным условиям данного местообитания...», «...признаки, по которым эти мелкие формы отличаются друг от друга..., не имеют в данное время приспособительного значения, безразличны для отбора...» [12, с. 53]. Естественно, что строить внутривидовую, а тем более внутриродовую, систематику облепихи по указанным признакам нельзя. Эти признаки имеют в разных популяциях облепихи различное соотношение; они демонстрируют процесс микроэволюции (видообразования) и являются динамической характеристикой [12]. Однако систематика изучает результаты филогенеза [5], при этом вид и подвид (географическая раса) имеют также стабильные признаки и определенный ареал [5, 6].

Исследования показали, что у западнопамирской облепихи имеются такие признаки, стабильные в пределах изученной территории. Это прежде



Рис. 2. «Эрекоидность» листьев облепихи
Район г. Хорога (высота 2100 м)

всего число кроющих почечных чешуй и дицикличность брахибластов (обрастающих побегов). В литературе указывается, что женские растения географических форм облепихи в генеративном периоде имеют две кроющие чешуи, а мужские — шесть-десять [1, 2]. У изученной нами облепихи женские растения имеют 6—10, мужские — 10—12 (до 15—20) плотно сложенных чешуй; длина почек первых составляет 4—6 мм, у вторых — до 10—12 мм. Брахибласты у памирской облепихи живут не один, а два года. Например, у сибирской облепихи плодоносящие брахибласты отмирают к концу вегетации и ветви оголяются. Последующее плодоношение связано с ростом и развитием новых ростовых побегов (ауксибластов), из боковых почек которых на следующий год вновь появляются брахибласты с цветками, которые дают плоды, а из апикальных почек — опять ауксибласты и т. д. Отметим, что и в основании ауксибластов формируются цветки и плоды, однако эти побеги не отмирают, а формируют скелет растения. У памирской облепихи после первого года плодоношения брахибласты не отмирают. У их оснований в пазухе первой (иногда второй) чешуи формируется боковая почка замещения, из которой на следующий год образуется вновь плодоносящий брахибласт. Только после второго года плодоношения брахибласты отмирают. Таким образом, у памирской облепихи брахибласты дицикличны, а с учетом эмбрионального периода — трицикличны. Эти же особенности присущи и облепихе Калаи-Хумбского р-на. Более подробное изучение, возможно, обнаружит данное явление и в сопредельных с Западным Памиром районах. При изучении нами облепихи в коллекции ТСХА описанного явления не отмечено; нет таких данных и в литературе. Очевидно, многочешуйчатость и дицикличность брахибластов имеют адаптивное значение. В почках корнесобственных растений алтайской облепихи селекции НИИ садоводства Сибири, высаженных в коллекции Памирского ботанического сада, к концу июля формируются не две, а шесть — десять кроющих рыхло сложенных чешуй, в то время как у мужской формы их 12—15. При этом побеги и верхние листья резко утолщались. По-видимому, специфические горные условия способствовали отбору форм памирской облепихи с бóльшим числом кроющих чешуй. Дицикличность брахибластов,

в свою очередь, способствует увеличению числа семян и сохранению потомства.

Ванчская облепиха отличается от собственно западнопамирской следующими признаками. До 50% форм ванчской облепихи характеризуются плакучестью кроны, присущей как женским, так и мужским формам. Из этого числа около 10% форм отличаются сильной плакучестью ветвей.

Облепихе Горно-Бадахшанской АО присущ интересный признак — более или менее вертикальная ориентация листьев на основной оси и силлептических побегах («эрекоидность»). Эта особенность облепихи еще не описывалась. Выражается она в том, что листья основной оси более или менее сильно прижаты к стеблю (сильно — до 15—20°, средне — до 45—50°, слабо — более 50°), а на силлептических побегах листья ориентируются боковой гранью пластинки по отношению к солнцу в той или иной мере вертикально. У собственно западнопамирской облепихи этот признак выражен на 100%, у ванчской — на 4—5%. Интересно изучить этот признак у географических форм облепихи Евразии. По нашим данным, более или менее вертикальное положение листьев присуще 25—30% форм изученной нами популяции облепихи из Бурятии. Совершенно не характерно это явление для образцов коллекции алтайской облепихи (при некоторой выраженности у формы Б-32), североказахстанской (очень сходной с алтайской) и прибалтийской, и лишь частично этот признак выражен у северокавказской облепихи. Возможно, что по этому признаку обнаружится клинальная изменчивость (экологическая или географическая). Вертикальная ориентация листьев, как нам представляется, связана у облепихи с приспособлением к регулированию водного обмена, поскольку листья обращены к солнцу своей боковой гранью (рис. 2).

Для окончательного решения вопроса о систематической принадлежности западнопамирской облепихи необходимо изучить географию описанных нами признаков. Особенно важно выяснить, не повторяются ли они в других частях ареала.

ВЫВОДЫ

В систематике рода Hippophaë часто используются весьма полиморфные признаки, повторяющиеся в различных частях ареала. Однако первостепенное значение в этом отношении имеют адаптивные признаки, стабильные в пределах определенной области распространения.

В Горно-Бадахшанской автономной области у облепихи обнаружено два таких стабильных признака: увеличенное число кроющих чешуй и дицикличность брахибластов.

Впервые для облепихи крушиновой описаны два варьирующих признака: плакучесть побегов и более или менее вертикальная ориентация листьев, по которым можно различать собственно западнопамирскую и ванчскую (гиссаро-дарвазскую) формы этого вида.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Гатин Ж. И.* Облепиха. М.: Сельхозгиз, 1963.
2. *Трофимов Т. Т.* Облепиха в культуре. М.: Изд-во МГУ, 1976.
3. *Тахтаджян А. Л.* Происхождение и расселение цветковых растений. Л.: Наука, 1970.
4. *Елисеев И. П.* Некоторые соображения о систематике рода Hippophae.— Труды Горьковского с.-х. ин-та, 1974, т. 77, с. 18—23.
5. *Скворцов А. К.* Сущность таксона и проблемы внутривидовой систематики (Некоторые соображения и предложения).— Бюл. МОИП. Отд-ние биол., 1971, т. 76, вып. 6, с. 74—83.
6. *Комаров В. Л.* Учение о виде у растений. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1944.
7. Облепиха в СССР. Библиографический указатель литературы за 1917—1972 гг. Горький: Сельскохозяйственный ин-т, 1975.
8. *Гусев Ю. Д.* Травянистый покров в тугаях центральной части Горно-Бадахшанской автономной области.— Бот. журн., 1962, т. 47, № 3, с. 388—393.

9. *Запрягаева В. И.* Дикорастущие плодовые Таджикистана. М.; Л.: Наука, 1964.
10. *Агаханянц О. Е.* На Памире. М.: Мысль, 1975.
11. *Мамаев С. А.* Основные принципы методики исследования внутривидовой изменчивости древесных растений.— В кн.: Индивидуальная и эколого-географическая изменчивость растений. Свердловск: Уральский рабочий, 1975, с. 3—14.
12. *Синская Е. Н.* Динамика вида. М.; Л.: Сельхозгиз, 1948.

Ботанический сад им. А. В. Гурского
Памирский биологический институт АН Таджикской ССР
Хорог

О ТАКСОНОМИЧЕСКОМ ЗНАЧЕНИИ ОПУШЕННОСТИ ЛИСТЬЕВ У ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА THYMUS

Е. Е. Гогина

Таксономическое значение опушенности листьев у видов рода Thymus оценивается в литературе весьма противоречиво. Так, Брике [1] объединил все многочисленные опушенные формы среднеевропейских тимьянов в два подвида (ssp. *lanuginosus* и ssp. *polytrichus*) сборного вида *T. serpyllum* s.l. В отличие от этого, сторонники узкого понимания вида почти все опушенные формы трактовали и описывали в качестве самостоятельных видов. Известный тимолог Веленовский [2] отмечал изменчивость опушения листьев — усиление его в сухих и ослабление во влажных и теневых условиях. Крайнюю точку зрения высказал Крашан [3], считавший, что опушение имеет у тимьянов лишь симптоматическое значение и возникает при заболевании растений или под воздействием неблагоприятных условий среды [3].

Монограф данного рода Роннигер [4] использовал этот признак дифференцированно: в пределах древнего круга форм он придавал ему значение видового, а в филогенетически молодых группах применял лишь для разграничения подвидов. В новейшей обработке рода для «Флоры Европы» Ялас [5, 6] весьма осторожно использует этот признак, отрицая видовую самостоятельность симпатричных форм. Этой особенности тимьянов специальную работу посвятил Лика [7], составивший список из 36 пар параллельных среднеевропейских видов Thymus, различающихся лишь по опушению, и отметивший существование переходных форм между ними.

Старейший советский тимолог М. В. Клоков [8, 9], напротив, отрицает наличие переходных форм между подобными параллельными формами в области совместного произрастания и решительно возражает, в частности, против объединения пар: *T. podolicus* Klok. et Schost.— *T. amictus* Klok. и *T. littoralis* Klok. et Schost.— *T. dimorphus* Klok. et Schost., которые он считает хроновикариантами. Опушенные формы, по его мнению, представляют собой более древние, реликтовые виды, постепенно вытесняемые их انголистными производными.

Таким образом, несмотря на большое внимание, уделённое опушенности листьев тимьяна, таксономическое значение этого признака все еще остается спорным, что сильно осложняет систематику рода. Уточнить его можно, по-видимому, лишь поняв сущность подобной изменчивости путем экспериментальных исследований.

Параллельные гололистные и опушенные формы встречаются во всех секциях рода, яляясь прекрасной иллюстрацией закона гомологичной изменчивости, поэтому их изучение приобретает и более общий теоретический интерес.

Наблюдения и опыты с гололистными и опушенными формами проводились нами на материале коллекции видов рода Thymus, собранной в Глав-

Таблица 1

Соотношение гололистных и опушенных форм в природных популяциях видов Thymus

Вид	Место произрастания	Дата наблюдения	Количество форм, %	
			гололистных	опушенных
T. liaculatus	Крым, Тарханкутский полуостров	26.IX.76 г.	25	75
T. callieri	Крым, окрестности г. Старый Крым	20.IX.76 г.	78	22
T. elisabethae	Карачаево-Черкессия, окрестности с. Учкулан	12.VII.76 г.	73,8	26,2
T. cherlerioides	Крым, Карадаг, окрестности пос. Планерское	19.IX. 76 г.	68	32
T. eupatoriensis	Крым, окрестности г. Евпатория	12.XII.77 г.	74	26
T. littoralis	Крым, Арабатская стрелка, в 5 км от развалин крепости	16.IX.76 г.	76,2	23,8
	Там же, в 3 км от развалин крепости	16.IX.76 г.	68,6	31,4
	Там же, в 1 км от развалин крепости	16.IX.76 г.	80,4	19,6
	Там же, на свежей насыпи у развалин	16.IX.76 г.	46,6	53,4

ном ботаническом саду АН СССР. Установлено, что эти формы сохраняются при интродукции растений в новые условия и в их онтогенезе.

При сборе материала в природных условиях установлено совместное произрастание гололистных и опушенных форм у 18 видов: *T. kjapazii* Grossh., *T. markhotensis* Maleev, *T. elisabethae* Klok. et Schost., *T. transcaucasicus* Ronn., *T. trautvetteri* Klok. et Schost., *T. pseudopulegioides* Klok. et Schost, *T. cherlerioides* Vis. (=*T. pseudohumillimus* Klok. et Schost. и *T. tauricus* Klok. et Schost.), *T. tonsilis* Klok., *T. eupatoriensis* Klok. et Schost., *T. liaculatus* Klok. et Schost., *T. kotschyanus* Boiss. et Hohen., *T. ziaratinus* Klok. et Schost., *T. nummularius* Bieb., *T. glabrescens* Willd., *T. podolicus* Klok. et Schost., *T. sosnowskyi* Grossh., *T. littoralis*, *T. callieri* Borb.

У шести видов определено процентное соотношение гололистных и опушенных форм в популяциях путем просмотра (без выбора) 100—200 особей; у *T. littoralis* определено соотношение этих форм в четырех соседних популяциях (табл. 1).

Во всех случаях опушение было единственным признаком различия этих форм. Какой-либо зависимости распределения гололистных и опушенных особей от микрорельефа обнаружить не удалось, за исключением того, что в популяциях *T. liaculatus* гололистные формы чаще встречались в микропонижениях. Растения, промежуточные по опушению, в обследованных популяциях не найдены.

В 1976 г. в популяциях *T. littoralis*, *T. cherlerioides* и *T. callieri* семена голых и опушенных форм были собраны раздельно. Посев их в 1977 г. показал, что потомство каждой формы состояло из смеси гололистных и опушенных растений (табл. 2).

Такой характер потомства говорит о том, что совместно произрастающие гололистные и опушенные формы, по-видимому, постоянно и беспрепятственно скрещиваются между собой. Это, однако, не приводит к утрате их обособленности, которую они стойко сохраняют.

Поскольку в природе соотношение разных по опушению форм нередко оказывалось весьма близким к 3 : 1, а переходных по опушению расте-

Таблица 2

Число голохистных и опушенных растений тимьяна в потомстве различных по этому признаку родительских форм

Вид	Место сбора семян	Форма	Потомство форм		
			опушенных	переходных	гололистных
T. littoralis	Крым, Арабатская стрелка	Опушенная	20	—	20
		Гололистная	10	—	47
T. cherlerioides	Крым, гора Карадаг	Опушенная	27	14	5
		Гололистная	15	15	37
T. callieri	Крым, окрестности г. Старый Крым	Опушенная	29	6	15
		Гололистная	6	1	41

ний обнаружить не удавалось, первоначально возникло предположение, что этот признак наследуется по моногибридному типу и в популяциях тимьяна постоянно присутствует значительный процент гетерозиготных форм, сходных по опушению с доминантной гомозиготной формой.

Для проверки этого предположения были отобраны параллельные формы нескольких видов. Наиболее полные результаты получены по западноукраинскому гинодиэцичному виду, растения которого были получены в 1969 г. из юго-восточной части Львовской обл. Среди растений, собранных в одной популяции, оказались как гололистные, так и опушенные особи, которые М. В. Клоков относит к самостоятельным видам: *T. podolicus* и *T. amictus*. В 1972 г. было проведено искусственное опыление изолированных соцветий женской опушенной особи пыльцой опушенного обоеполого растения. Из полученных семян в 1973 г. были выращены 83 растения, среди которых оказалось четыре гололистных. Опушенные всходы различались по степени развития опушения, у 23 из них оно было заметно слабее.

Все гололистные и опушенные особи, а также две слабоопушенные особи были высажены на равных расстояниях на грядку. Слабоопушенные особи, отстававшие в развитии, уже в фазе всходов были заметно угнетены и в 1975 г. погибли.

В 1974 г. произведено искусственное скрещивание различных форм по схеме: гололистная обоеполая форма — самоопыление (получено 87 семян); гололистная женская форма — опыление пыльцой гололистной особи (232 семени) и пыльцой опушенной особи (132 семени); опушенная обоеполая форма — самоопыление (43 семени); опушенная женская форма — опыление пыльцой опушенной особи (85 семян) и пыльцой голой особи (87 семян); слабоопушенная женская форма — опыление пыльцой опушенной формы (25 семян) и голой формы (15 семян). Различия в числе завязавшихся семян обусловлены преимущественно неодинаковым числом цветков, опылявшихся в разных вариантах опыта.

В 1975 г. семена, полученные от различных вариантов скрещивания, высевали в чашки Петри со строгим соблюдением интервалов в 1 см, чтобы исключить возможность неравномерного взаимовлияния при прорастании. Проращивание производили на свету при комнатной температуре. В фазе семядолей всходы пересаживали в пикировочные ящики с интервалом в 2 см, а через месяц — высаживали на гряды на расстоянии 25 см друг от друга.

В обоих вариантах самоопыления всхожесть семян и выживаемость всходов, как и следовало ожидать, оказались ниже, чем в вариантах с перекрестным опылением (табл. 3).

Исключение составили лишь варианты с опылением слабоопушенной формы, где эти показатели оказались особенно низкими. Пониженная жизнеспособность этих растений выразилась и в значительном числе ано-

Таблица 3

Биологические особенности семян и всходов T. podolicus, полученных от разных вариантов скрещивания голых и опушенных форм

Вариант скрещивания	Всхожесть семян, %	Энергия прорастания (количество семян, проросших за 5 дней), %	Выживаемость всходов, %	Аномальные всходы, %
Гололистная, обоеполая, самоопыление	86,20	75,86	70,60	1,33
Гололистная женская × гололистная обоеполая	96,24	88,79	78,20	0,4
Гололистная женская × опушенная обоеполая	98,48	85,61	83,84	0
Опушенная обоеполая, самоопыление	83,72	39,53	50,0	0
Опушенная женская × опушенная обоеполая	90,58	76,47	83,10	1,3
Опушенная женская × гололистная обоеполая	95,40	90,80	87,92	0
Слабоопушенная женская × гололистная обоеполая	60,00	25,00	66,66	33,33
Слабоопушенная женская × опушенная обоеполая	65,20	8,7	0	53,30

мальных всходов с атрофированным корешком в их потомстве. Все всходы от скрещивания слабоопушенных растений с опушенными погибли на ранних этапах развития, сохранились лишь два растения от скрещивания с гололистной формой.

Анализ показал, что наличие опушенности является у *T. podolicus* доминантным, а ее отсутствие — рецессивным признаком.

В потомстве от самоопыления гололистной формы не оказалось ни одного опушенного растения, что говорит об ее гомозиготности.

В потомстве, полученном от самоопыления обоеполого опушенного растения, не было ни одной голой особи; его анализирующее скрещивание с рецессивной гололистной формой также не дало ни одного гололистного потомка.

Опушенная женская особь, напротив, была гетерозиготной по этому признаку: в потомстве от анализирующего скрещивания с рецессивной гололистной формой получено 12 голых растений.

Обращает на себя внимание заметное увеличение процента лишенных опушения растений при анализирующем скрещивании по сравнению со скрещиванием двух гетерозиготных родителей, произведенном в 1972 г. В последнем случае отношение голых растений к опушенным было близко к 1 : 20 (четыре голых и 79 опушенных), тогда как при анализирующем скрещивании оно увеличилось до 1 : 5 (12 голых и 59 опушенных).

Полученные данные говорят о том, что расщепление по признаку опушенности у этого вида существенно отличается от менделевского, оно близко к цифрам, приводимым Стеббинсом [10] для тетраплоидов с регулярным кроссинговером (1 : 21).

Как показали наши исследования, *T. podolicus* действительно является тетраплоидом ($2n$=58,60). У близких и, по-видимому, идентичных с ним видов — *T. glabrescens* и *T. loevyanus* Opiz – $2n$=28, 32, 56 и 58 [11, 12]. Косвенным подтверждением этого является и четырехкратное увеличение

отношения рецессивных гололистных и опушенных форм при анализирующем скрещивании. Голые и опушенные формы, по нашим данным, по числу хромосом не различались.

Тщательный анализ полученного потомства выявил значительную неоднородность опушенных растений по степени развития опушения.

Подсчет числа волосков производили с помощью бинокуляра на верхней и нижней сторонах листа на площади 5 мм². Для этой цели использовали одновозрастные листья, взятые к концу вегетационного периода с однотипных молодых побегов. В общей сложности определена густота опушенности листьев у 183 растений. Произведенные подсчеты выявили сложный характер этого внешне альтернативного признака. Опушение листьев у изученного вида состоит из реснитчатых (длиной от 1 до 1,6 мм), средних (0,4—0,9 мм) и коротких (0,1—0,3 мм) волосков, наследование которых осуществляется независимо. Прямая коррелятивная зависимость прослеживается лишь между общим числом волосков на верхней и нижней сторонах листа и между опушенностью листа и стебля, хотя как исключение встречались и гололистные особи со стеблями, опушенными длинными волосками. Листовая поверхность у гололистных растений, как правило, покрыта мельчайшими шипиковидными волосками длиной от 0,025 до 0,05 мм, однако среди них были обнаружены отдельные особи, полностью лишенные опушения.

Потомство от разных вариантов скрещиваний по степени опушенности можно разделить на три группы (доверительный уровень различий между средними — 99,0—99,9%). Первую группу составляют наиболее сильно опушенные растения, полученные от самоопыления обоеполой опушенной формы, гомозиготной по этому признаку [среднее количество волосков на единице площади (5 мм²) верхней стороны листа — $M=37\pm2{,}53$]. Вторую, промежуточную по степени опушения группу составляют растения, полученные от скрещивания этой формы с гетерозиготной опушенной женской формой ($M=28\pm1{,}95$) и с гомозиготной гололистной женской формой, рецессивной по этому признаку ($M=29\pm1{,}45$). Несмотря на различия материнских растений, решающим в определении развития опушения у потомков оказалось влияние отцовского растения. Третью, наименее опушенную группу составляет потомство от скрещивания гололистного обоеполого растения (гомозиготного по рецессивному признаку отсутствия опушения) с гетерозиготной женской опушенной формой ($M=16\pm1{,}53$).

Изменчивость по густоте опушения оказалась весьма высокой во всех вариантах опыта. Даже при самоопылении опушенной формы коэффициент вариации был весьма высок (28,97%), что говорит о ее возможной гетерозиготности по одному аллелю и неполном доминировании опушенности.

Полученные данные показывают, что контрастные по густоте опушения формы связаны у этого вида рядом переходов. Промежуточный характер опушения обусловлен различной гетерозиготностью ряда особей, связанной с тетраплоидной природой вида. Дополнительные осложнения вносит, по-видимому, и полигенная обусловленность признака.

Представление о резкой разграниченности голых и опушенных форм тимьяна сложилось в результате работ с гербарным материалом, который не может дать полного представления о характере их внутрипопуляционной изменчивости, а также в связи с трудностью визуальной оценки густоты опушения.

Обособленность голых и опушенных форм может быть обусловлена и пониженной выживаемостью промежуточных по опушению растений, о чем говорят результаты проведенного опыта.

У ряда видов, культивировавшихся в Главном ботаническом саду (*T. elisabethae*, *T. cherlerioides*, *T. sosnowskyi*, *T. kotschyanus*, *T. tonsilis* и др.), была отмечена дифференциальная выживаемость гололистных и опушенных форм, что вызывало предположение об их возможных физиологических различиях.

Таблица 4

Воздушно-сухой вес (в г) надземной биомассы растений, полученных от разных вариантов скрещивания

Вариант скрещивания	Общ. число особей	$\min_x$	$\max_x$	$M \pm m_M$	$\sigma \pm m_\sigma$	$V \pm m_V$
Опушенная форма, самоопыление	16	1,13	67,70	32,28±4,97	19,86±3,62	79,00±20,9
Гололистная форма, самоопыление	46	4,22	81,08	33,42±3,16	21,42±2,26	64,09±9,01
Опушенная обоеполая форма × опушенная женская	37	3,62	81,03	34,51±2,99	18,15±2,14	52,58±7,61
Гололистная обоеполая × гололистная женская	54	3,74	107,42	48,95±3,47	25,49±2,47	52,08±6,22
Опушенная обоеполая × гололистная женская	61	1,27	110,20	48,99±3,28	25,60±2,34	52,25±5,88
Гололистная обоеполая × опушенная женская	62	0,27	90,32	37,98±2,42	19,04±1,72	50,13±5,50
Всего	276	0,27	110,20	41,00±1,4	23,17±0,99	56,51±3,08

Чтобы исключить случайные влияния, связанные с различным возрастом и состоянием интродуцируемых растений, представлялось интересным проследить, как отличаются в этом отношении выращенные в одинаковых условиях одновозрастные растения, полученные от тех же родительских особей, но при различных вариантах их скрещивания. С этой целью в 1977 г. все надземные части растений, полученных от различных вариантов скрещивания голых и опушенных особей *T. podolicus*, в фазе плодоношения были срезаны одновременно до уровня почвы, высушены и взвешены (табл. 4).

Сравнение показало, что, несмотря на одинаковые условия выращивания растений, во всех вариантах скрещивания они были весьма неоднородны по мощности развития. Наиболее слабыми, как и следовало ожидать, оказались растения, полученные от самоопыления обеих форм. Достоверной связи между весом растений и их опушенностью в вариантах с самоопылением не обнаружено.

Растения, полученные от перекрестного опыления внутри каждой формы, значительно различались по своему среднему весу: биомасса растений от скрещивания обоеполых и женских гололистных особей была значительно больше, чем у растений, полученных от скрещивания опушенных особей (различие достоверно при 99%-ном доверительном уровне). Последние по среднему весу существенно не отличались от растений, полученных в варианте с самоопылением. Мощность развития растений от скрещивания голых и опушенных родительских особей оказалась связанной с типом материнской особи. Опыление рецессивно-гололистной формы пыльцой опушенного растения дало потомство, которое по среднему количеству биомассы практически не отличалось от потомства, полученного при скрещивании гололистных родителей.

Реципрокное скрещивание тех же форм дало, однако, значительно менее мощное потомство (различие достоверно при 99%-ном доверительном уровне).

Полученные результаты позволяют сделать вывод о том, что в данных экологических условиях гололистная форма в среднем заметно превышает опушенную по количеству биомассы. Гололистные растения крупнее, имеют лучше развитую надземную часть и при чередовании на грядке с опушенными заметно теснят последних.

Иные соотношения характеризуют генеративное развитие растений от разных вариантов скрещивания. Как показали наблюдения, процент растений, зацветших в конце первого вегетационного периода, оказался наибольшим у опушенной формы в вариантах с перекрестным опылением (18,0%)и с самоопылением (16,7%). При скрещивании опушенной формы с голыми женскими растениями процент раноцветущих снизился в 5—6 раз (3,3%). У гололистной формы при перекрестном опылении зацвело 7,5%, при самоопылении — 2,1% растений, в варианте с опылением женских опушенных растений пыльцой гололистных — 6,8%.

Таким образом, при самоопылении голой формы на первом году жизни зацвело в 9 раз меньше растений, чем у потомков от перекрестного опыления опушенных особей. В целом опушенные гомозиготные особи характеризовались более быстрым вступлением в фазу генеративного развития.

В 1977 г. была определена семенная продуктивность растений. Этот признак в связи с различиями в плодовитости женских и обоеполых форм оказался во всех вариантах опыта столь изменчивым, что полученные данные нуждаются в дальнейшем уточнении. Доверительный уровень обнаруженных различий был ниже 95%, поэтому о них можно говорить лишь условно.

Судя по этим предварительным данным, семенная продуктивность женских растений во всех вариантах опыта в несколько раз превышает продуктивность обоеполых, что, по-видимому, вообще характерно для гинодиэцичных видов тимьянов [13]. Средняя семенная продуктивность обоеполых форм в большинстве вариантов опыта была довольно близкой (приблизительно 700—900 семян на растение). Исключение составили лишь растения, полученные от самоопыления и перекрестного опыления обоеполых опушенных растений, плодовитость которых была заметно ниже (около 150—300 семян). Женские особи, полученные от перекрестного опыления опушенных растений, оказались более плодовитыми, чем во всех других вариантах опыта (на 30% и более).

Физиологические различия в общей энергии роста и плодоношения весьма существенны для жизни растений, и если последующие наблюдения подтвердят их сопряженность с наличием или отсутствием опушения, значение этого столь характерного для тимьянов типа изменчивости станет яснее.

Гололистные и опушенные формы встречаются как в пределах древнего центра происхождения, так и на границе ареала рода, в очень широком диапазоне условий — от полупустыни до тундровой зоны, случаи их совместного произрастания нередки, но непредсказуемы и не имеют видимой связи с закономерностями экологической или клинальной изменчивости.

Обычных при межвидовых скрещиваниях нарушений репродукционных процессов в проведенных опытах не обнаружено. При скрещивании контрастных по опушению форм в потомстве получены такие же показатели, как и при скрещивании особей одной формы.

Все это позволяет предположить, что изменчивость подобного типа связана с существованием у тимьянов различных по биологии внутрипопуляционных форм. Смесь генотипов, неодинаковых по биологическим свойствам, может поддерживаться отбором и способствовать выживанию популяций в условиях непостоянной во времени или пространственно неоднородной среды. Соотношение подобных форм в популяциях, очевидно, может легко изменяться. Стабилизация отбора может привести к полному выпадению одной из них, как это имело место в условиях интродукции.

Гололистные и опушенные формы представляют собой в данном случае

пример подвижного адаптивного внутрипопуляционного полиморфизма и не могут рассматриваться в качестве самостоятельных таксономических единиц. Название *T. amictus* должно быть поэтому отнесено к числу синонимов *T. podolicus*, который, в свою очередь, вряд ли достаточно надежно отличается от близкородственного полиморфного *T. glabrescens*.

Внешние отличия внутрипопуляционных биологических форм у этого вида, как возможно и у других, выражены резче и улавливаются легче, чем его отличия от близких видов, которые имеют устойчивый, но менее заметный, преимущественно количественный характер, и осложняются частыми случаями гибридизации. Этим объясняется столь распространенная переоценка таксономического значения признака опушенности листьев у тимьянов.

В качестве самостоятельных таксонов, преимущественно внутривидового ранга, могут рассматриваться лишь формы, имеющие обособленный ареал; видового ранга они заслуживают лишь при сочетании с другими различиями. Внутрипопуляционная изменчивость этого типа должна отмечаться в диагнозах видов, которым она свойственна.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Briquet J.* Thymus L.— In: Die natürlichen Pflanzenfamilien. 1897, T. 4 (3a), S. 311—313.
2. *Velenovskyi J.* Nachträge zur Flora von Bulgarien.— Sitzungsberr. Ges. Wiss. Böhemen, 1903, N 28, S. 10—26.
3. *Krašan F.* Ueber die Ursachen der Haarbildung in Pflanzenreiche. Osterr. Bot. Z., 1887, Bd. 37, N 7—12, S. 93—97.
4. *Ronniger K.* Über die Systematik und Nomenklatur einiger Ungarischer Thymus-Arten.— Ann. Soc. Cult. Cumit. Castriferrei Civit. Sabariae Mus. Comit. Castriferrei, 1927, vol. 2, p. 238—243.
5. *Jalas J.* Thymus L.— In: Flora Europaea, 1972, Vol. 3, p. 172—182.
6. *Jalas J.* Notes on Thymus L. (Labiatae) in Europe. II. Comments on species and subspecies.— Bot. J. Linnean Soc., 1971, vol. 64, N 13, p. 247—271.
7. *Lyka K.* Parallele Formen in Verwandtschaftkreise der mitteleuropaeischen Thymi.— Magy. Bot. Lapok, 1926, vol. 25, N 1—2, p. 39—47.
8. *Клоков М. В.* Расообразование в воде тимьянов — Thymus L.— на территории Советского Союза. Киев: Наукова думка, 1973.
9 *Клоков М. В.* Thymus L.— В кн.: Флора УССР, 1960, т. 9, с. 319—322.
10. *Stebbins L. G.* Chromosomal evolution in higher plants. London, 1971.
11. *Trela-Sawicka Z.* Chromosome numbers of five species of Thymus L. from Slovakia.— Acta biol. crac. Ser. bot., 1970, vol. 13, p. 125—132.
12. *Гогина Е. Е.* О гибридном происхождении подмосковной расы тимьяна Леви.— Бюл. Глав. бот. сада, 1974, вып. 92, с. 20—27.
13. *Гогина Е. Е.* По поводу различий в семенной продуктивности обоеполых и женских особей у Thymus.— Бюл. Глав. бот. сада, 1974, вып. 82, с. 72—76.

Главный ботанический сад АН СССР

ФЛОРИСТИЧЕСКИЕ НАХОДКИ С ХРЕБТА ЭЗОП

(Северное Приамурье)

А. А. Нечаев

В июле—сентябре 1977 г. экспедиционной группой Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР начато обследование не изученного во флористическом отношении и труднодоступного хребта Эзоп и горного узла Эзоп—Дуссе-Алинь—Ям-Алинь.

В полевой период изучение проводилось в пределах южных предгорий хребта Эзоп и горного узла в верхних течениях рек: Правая Бурея, Бурей-

ка, Олга, Тайон-Эльга, Олгакан, Конак (бассейн р. Буреи), Силичи (бассейн р. Керби).

Ниже приводится перечень наиболее интересных видов, найденных в районе исследований. Перечисленные виды приводятся по системе Энглера, принятой во «Флоре СССР» [1]. Латинские названия даны с учетом «Свода дополнений и изменений к «Флоре СССР»» (тт. 1—30) [2] и с использованием региональных флористических сводок [3, 4]. В уточнении определения некоторых видов принимали участие В. Н. Ворошилов, Н. С. Пробатова (злаки), В. С. Чекань, Т. В. Егорова (осоки) и В. С. Новиков (ситниковые). Гербарные образцы хранятся в гербарии Центрального сибирского ботанического сада СО АН СССР (NS), дублеты переданы в гербарий Главного ботанического сада АН СССР (МНА) и частично в гербарий Биолого-почвенного института Дальневосточного научного центра АН СССР (Vlad.).

Botrychium boreale Milde. Долина р. Силичи, 650 м над ур. моря, в зарослях ольхи кустарниковой, 1.VIII. Гипоарктический вид, фрагментарно распространенный в северной части лесной зоны. В бассейне Амура встречается редко и преимущественно на севере [3—6].

Lycopodium clavatum L. subsp. *monostachyon* (Grev. ex Hook.) Selander [*L. lagopus* (Laest.) Zinzerl. ex Kuzen.]. Верховье р. Правая Бурея, северо-западный склон, 1200 м над ур. моря, каменистые обнажения с лишайниковым покровом среди кедрового стланика, 21.VII. Гипоарктоальпийская раса, распространенная на юг Дальнего Востока до Амуро-Ленского водораздела [5], в ряде сводок не указывается [1, 4, 7]. Приводимое местонахождение расположено значительно южнее основного ареала.

L. dubium Zoega (*L. pungens* La Pylaie ex Iljin). Там же, где и предыдущий вид, 21.VII. Гипоарктический вид, характерный для северной окраины таежной зоны [6]. Для Приамурья не указывался [1, 4, 5] или приводился без детализации распространения [3].

Deschampsia caespitosa (L.) Beauv. subsp. *borealis* (Trautv.) A. et D. Löve [*D. borealis* (Trautv.) Roschev.]. Пойма р. Олга, 900 м над ур. моря, на песчано-галечном аллювии, 10.VII. Арктоальпийский вид, приводившийся только для северных районов Дальнего Востока [8]. В Амурской обл. найден Н. С. Пробатовой в бассейне р. Зея (р. Селемджа, р. Тында) [9].

Poa skvortzovii Probat. (*P. pseudonemoralis* Skvorts.). Пойма р. Олга, 900 м над ур. моря, пойменный ивняк, 10.VII. Преимущественно лесной вид юга Дальнего Востока, Северо-Восточного Китая и Корейского полуострова [3, 8].

P. urssulensis Trin. Долина р. Бурейки, 1000 м над ур. моря, скальные выступы у подножия южного склона, 26.VII. Преимущественно лесной ксерофитный вид Сибири и гор Средней Азии, отмеченный для Дальнего Востока лишь для Арктического флористического района [8]. Найден Н. С. Пробатовой в Амурской обл. в бассейне р. Зея (р. Селемджа, р. Тында) [9].

Festuca auriculata Drob. subsp. *chionobia* (Egor. et Sipl.) Tzvel. (*F. chionobia* Egor. et Sipl.). Верховье р. Правая Бурея, 1650 м над ур. моря, каменистая лишайниковая тундра в седловине горы 1717 м, 6.VIII. Гольцовый вид, эндемичный для восточной части Южной Сибири [8, 10, 11], на Дальнем Востоке указывался только для Буреинского хребта [8].

Carex brunnescens (Pers.) Poir. Верховье р. Правая Бурея, 950 м над ур. моря, травянисто-кустарниковая заросль на речной террасе, 22.VII. Бореальный вид, ранее отмечавшийся только для северных районов Дальнего Востока [1, 3, 5]. В Нижнем Приамурье вид является редким и приведен лишь для устья Амура [12].

C. ledebouriana C. A. Mey. ex Trev. Верховье р. Правая Бурея, 1400 м над ур. моря, каменистая лишайниковая тундра, 27.VII. Преимущественно гольцовый (монтанно-гипоарктический) сибирский вид, редко встречается в высокогорных районах Приморья и Приамурья [3, 5, 11]. Для Нижнего

Приамурья не указывается [12], хотя собран В. Б. Сочавой в верховьях р. Амгунь в северной части Буреинского хребта [13].

C. media R. Br. (*C. angarae* Steud.). Долина р. Олга, 900 м над ур. моря, на песчано-илистом аллювии поймы, 10.VII. Вид преимущественно лесной зоны Евразии и Северной Америки. Для Нижнего Приамурья ранее не указывался [3, 4] либо приводился как редкий [12].

C. podocarpa R. Br. Верховье р. Правая Бурея, 1600 м над ур. моря, разнотравная луговина в седловине горы 1717 м, 6.VIII. Арктоальпийский (преимущественно арктический) вид Восточной Сибири, Дальнего Востока и западной части Северной Америки. В Северном Приамурье имеет южную границу ареала. Южнее горного узла известен только из северной части Буреинского хребта [5, 12].

C. rariflora (Wahl.) Smith. Долина р. Олга, 900 м над ур. моря, заболоченный сфагновый лиственничник (марь), 16.IX. Циркумполярный тундровый вид, распространенный в Нижнем Приамурье редко и только на севере [12].

C. saxatilis L. subsp. *laxa* (Trautv.) Kalela. Верховье р. Правая Бурея, 1400 м над ур. моря, горная тундра с кедровым стлаником, сырые участки у подножья террасы, 27.VII. Арктоальпийский вид, распространенный на юг Дальнего Востока до Северного Приамурья [3, 5, 12]. Южнее горного узла известен с хребта Дуссе-Алинь и северной части Буреинского хребта [5, 12, 13].

C. tripartita All. Там же, где и предыдущий вид, 27.VII. Арктоальпийский вид, распространенный на Дальнем Востоке на юг до Северного Приамурья [1, 3, 5]. Самое южное местонахождение — северная часть Буреинского хребта [5, 12, 13].

Juncus articulatus L. (*J. lampocarpus* Ehrh.). Долина р. Тайон-Эльга, 930 м над ур. моря, на песчано-илистом берегу озера, 13.VIII. Широко распространенный в северном полушарии вид. Для Дальнего Востока не приводится [1, 3—5, 7], либо показан для юга Камчатки, Сахалина и Курильских островов [6]. Ранее, возможно, принимался за другие виды.

J. nodulosus Wahlb. Там же, где и предыдущий вид, 13.VIII. Вид широко распространен в Евразии и Северной Америке. На Дальнем Востоке указан только для северной части [7].

Luzula parviflora (Ehrh.) Desv. Верховье р. Правая Бурея, 1600 м над ур. моря, разнотравная луговина на седловине горы 1717 м, 6.VIII. Гипоарктоальпийский вид, широко распространенный в южной части тундровой зоны и по северной окраине лесной зоны [5, 6]. В Приморье и Приамурье встречается редко и преимущественно в высокогорных районах [3, 4, 13].

Luzula unalaschkensis (Buchenau) Satake subsp. *camtschadalorum* (Sam.) Tolm. [*L. camtschadalorum* (Sam.) Gorodk. ex Kryl.]. Верховье р. Правая Бурея, на песчано-галечном аллювии поймы, 7.VIII. Преимущественно гольцовое растение, распространенное в восточной части Южной Сибири, на Камчатке, Сахалине (гора Лопатина). В пределах Приамурья приводится только для северной части Буреинского хребта [3, 5, 11].

L. wahlenbergii Rupr. Верховье р. Правая Бурея, 950 м над ур. моря, пойма, 7.VIII. Для южной части Дальнего Востока вид не приводится [1, 3—5, 7], хотя показан В. Б. Сочавой для северной части Буреинского хребта [13].

Maianthemum intermedium Worosch. Долина р. Силичи, 650 м над ур. моря, горный лиственничник бруснично-багульниковый, на южном склоне, 1.VIII. Вид смешанных и широколиственных лесов нижнего горного пояса Приморья и Нижнего Приамурья [3].

Spiranthes sinensis (Pers.) Ames. Долина р. Конак (бассейн р. Олга), 900 м над ур. моря, пойменный ивняк, 3.IX. Лесолуговой термофильный вид, распространенный в СССР (Приморье, Приамурье), Японии, Корее, Китае и Гималаях [1, 3]. Новое местонахождение отмечено вблизи северной границы ареала.

Polygonum tripterocarpum A. Gray. Верховье р. Правая Бурея, 1600 м над ур. моря, каменистая лишайниковая тундра на водоразделе, 6.VIII. Гипоарктоальпийский (преимущественно гипоарктический) восточносибирский вид. На юг Дальнего Востока распространен до гор Северного Приамурья [1, 3—6].

Stellaria neglecta Weihe (определение Ю. П. Кожевникова). Верховье р. Правая Бурея, 950 м над ур. моря, возле дороги, 28.VII. Широко распространен в Евразии, чаще как сорный или заносный [1]. Для Дальнего Востока вид не приводится [3, 4], хотя, возможно, и собирался ботаниками, но не различался от близкого вида — *Stellaria media* (L.) Vill. Надежными признаками *S. neglecta* являются: 1) лепестки равны чашечке, очень редко они недоразвиты; 2) чашелистики крупные (5—7 мм длиной), ланцетные, заостренные, реже туповатые, опушенные простыми волосками; 3) семена остробугорчатые. У *S. media*: 1) лепестки короче чашечки или отсутствуют; 2) чашелистики мелкие (до 4 мм длины), яйцевидно-ланцетные, тупые, железистоопушенные; 3) семена тупобугорчатые. Ближайшие местонахождения *S. neglecta* — Япония, Китай [1].

Aconitum fischeri Reichb. Долина р. Силичи, 750 м над ур. моря, горный лиственничник зеленомошный на восточном склоне, 1.VII. Эндемичный океанический вид, близкий к *A. arcuatum* Maxim. и фрагментарно распространенный в притихоокеанской части Дальнего Востока (Камчатка, Сахалин, побережье Татарского пролива) [1, 3, 4]. В гербарии ГБС АН СССР (МНА) есть два сбора этого вида с Охотского побережья (бассейн р. Мая — приток р. Алдан), а в гербарии БИН АН СССР (LE) имеется один сбор из Нижнего Приамурья (бассейн р. Амгунь). Наше местонахождение наиболее западное и отдаленное от океанических районов.

Ranunculus borealis Trautv. Верховье р. Правая Бурея, 950 м над ур. моря, разнотравно-кустарниковая заросль на речной террасе, 18.VII. Вид преимущественно таежной зоны. Для юга Дальнего Востока, в том числе и для Приамурья, ранее не указывался [1, 3—5].

Saxifraga punctata L. (*S. redowskiana* Sternb.). Верховье р. Правая Бурея, 1400 м над ур. моря, щебнисто-суглинистые пятна, на водоразделе, 27.VII. Арктогольцовый (преимущественно высокогорный) субокеанический вид (родства *S. dahurica* s. l.), распространенный на северо-востоке Азии. На юг распространен до гор Северного Приамурья [1, 3, 4, 11]. В непосредственной близости известен только с верховий р. Левая Бурея (хребет Дуссе-Алинь) [11, 13].

Ribes acidum Turcz. ex Pojark. (*R. rubrum auct.* fl. USSR, non. L.). Пойма р. Олга, 900 м над ур. моря, пойменный ивняк, 10.VII; верховье р. Правая Бурея, 950 м над ур. моря, долинный лиственничник бруснично-багульниковый, 15.VII. Преимущественно бореальный вид, распространенный на севере Европы и в Сибири. Для Дальнего Востока не приводился [1, 3, 4, 14], хотя ботаники собирали его в южных районах Охотского побережья (гербарий ГБС АН СССР), принимая либо за *R. triste* Pall., либо за *R. palczewskii* Pojark., от которых он отличается рядом существенных признаков. Таким образом, в ареал *R. acidum* следует включить юг Охотского побережья и Северное Приамурье (Амуро-Ленский водораздел). В районе исследований вид является обычным в пойменных и долинных лесах.

R. fragrans Pall. Верховье р. Правая Бурея, 950 м над ур. моря, каменистая осыпь, среди редких кустарников, 14.VII. Континентальный монтанный вид восточной части Южной Сибири, Северного Приамурья и Охотского побережья [1, 11]. На Нижнем Приамурье известен из немногих пунктов.

Rubus komarovii Nakai ex Juz. Верховье р. Правая Бурея, 1300 м над ур. моря, каменистые обнажения среди зарослей кедрового стланика, 5.VIII. Монтанный (преимущественно подгольцовый) вид северной части Корейского полуострова, Приморья и Нижнего Приамурья. Ранее приво-

дился только для юга Приморья [3]. Горный узел — самый северный форпост ареала вида.

Sieversia pusilla (Gaertn.) Hult. Верховье р. Правая Бурея, 1400 м над ур. моря, каменистая лишайниковая тундра, 27.VII. Там же, 1600 м над ур. моря, разнотравная луговина в седловине горы 1717 м, 6.VIII. Преимущественно гольцовый североохотский субокеанический вид, распространенный на Охотском побережье, на Камчатке и Нижнем Приамурье (хребет Дуссе-Алинь, северная часть Буреинского хребта) [1, 3, 11, 13]. В районе исследований проходят южная и западная границы ареала вида.

Sanguisorba parviflora (Maxim.) Takeda. Долина р. Бурейка, 1000 м над ур. моря, разнотравный луг, 31.VII. Лесолуговой вид, распространенный на Дальнем Востоке в Приморье и Приамурье [3, 4]. В предгорьях горного узла находится вблизи северной границы ареала.

Rosa koreana Kom. (*R. ussuriensis* Juz.). Верховье р. Правая Бурея, 1000 м над ур. моря, каменистый северо-западный склон, среди кустарниковых зарослей, 14.VII. Монтанный вид северной части Корейского полуострова, Северо-Восточного Китая, Приморья и Нижнего Приамурья [1, 3, 4, 15]. Северную границу ареала вида ранее проводили по отрогам Буреинского хребта [15]. Новое местонахождение значительно севернее.

Vicia unijuga A. Br. Верховье р. Правая Бурея, 950 м над ур. моря, травянисто-кустарниковая заросль на речной террасе, 7.VIII. Сибирский лесолуговой вид, распространенный на Дальнем Востоке в Приморье, Приамурье, Сахалине и Курилах [1, 3, 4]. Новое местонахождение находится на северном пределе ареала.

Viola kusnezowiana W. Beck. Верховье р. Правая Бурея, 1200 м над ур. моря, в зарослях ольхи кустарниковой по ручью, 5.VIII. Монтанный очень редкий эндемичный вид восточной части Приамурья [1, 3, 4].

Cassiope lycopodioides (Pall.) D. Don. Верховье р. Правая Бурея, 1650 м над ур. моря, каменистая лишайниковая разнотравно-кустарничковая тундра на северо-западном склоне горы 1717 м, 6.VIII. Океанический горнотундровый (гольцовый) вид, распространенный в притихоокеанических частях Северной Азии и Северной Америки. Для материковой части Дальнего Востока отмечался только для района Магадана (Охотское побережье) [1, 3, 6, 11]. Наше местонахождение самое западное (континентальное).

C. redowskii (Cham. et Schlecht.) G. Don. Верховье р. Правая Бурея, 1200 м над ур. моря, каменистые обнажения, среди кедрового стланика, 16.VII. Эндемичный высокогорный вид Приморья, Нижнего Приамурья и Сахалина [1, 3, 4, 11]. В районе исследований вид имеет северную и западную границу ареала [11].

Rhinanthus vernalis (Zing.) Schischk. et Serg. (определение Л. И. Иваниной). Пойма р. Олга, 900 м над ур. моря, разнотравный луг вдоль дороги, 10.VII. Широко распространен в Европе и Сибири, чаще как заносный. Для Дальнего Востока не указывался [1, 3, 4]. Ближайшее местонахождение — юг Якутии [16].

Solidago spiraeifolia Fisch. ex Herd. Верховье р. Правая Бурея, 950 м над ур. моря, пойменный разнотравный ивняк, 16.VII. Там же, 1500 м над ур. моря, разнотравная луговина в седловине горы 1717 м, 6.VIII. Монтанный североохотский вид, распространенный на Камчатке, Командорах, на Охотском побережье [1, 3]. Указывается Ю. А. Дорониной для бассейна р. Уда [17]. Для Приамурья ранее не приводился [1, 3, 4].

Leontopodium antennarioides Socz. Верховье р. Правая Бурея, 1650 м над ур. моря, каменистая лишайниковая тундра в седловине горы 1717 м, 6.VIII. Восточноохотский гольцовый вид, эндемичный для Приморья (хребет Сихотэ-Алинь), Нижнего Приамурья (северная часть Буреинского хребта, хребет Дуссе-Алинь), Сахалина (п-ов Шмидта) и южной части Охотского побережья [3]. Описан из северной части Буреинского хребта, ранее считался его эндемом [13].

Ligularia sibirica (L.) Cass. Верховье р. Правая Бурея, 950 м над ур. моря, скальные выступы у подножия склона по ручью, 26.VII. Евразиатский горно-лесной вид. В пределах Дальнего Востока указывался для Охотского побережья, верхней части Амура [1, 3] и центральной части Сихотэ-Алиня [18].

Crepis burejensis Fr. Schmidt. Верховье р. Правая Бурея, 1500 м над ур. моря, разнотравная луговина в седловине горы 1717 м, 6.VIII. Эндемичный гольцовый вид восточной части Приамурья, известный из немногих пунктов [1, 3, 4, 11]. Ранее считался эндемом северной части Буреинского хребта [13].

ЛИТЕРАТУРА

1. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1934—1964, т. 1—7, 9, 10, 13, 15, 18, 20, 22, 24—26, 29.
2. *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». Л.: Наука, 1973, т. 1—30.
3. *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966.
4. *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И.* Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966.
5. Арктическая флора СССР. М.; Л.: Наука, 1960—1971, вып. 1—6.
6. *Hulten E.* Flora of Alaska and neighbouring territories. A manual of the vascular plants. Stanford, Calif., 1968.
7. Флора европейской части СССР. Л.: Наука, 1974, т. 1; 1976, т. 2.
8. *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976.
9. *Пробатова Н. С.* О некоторых злаках (Poaceae) с Дальнего Востока.— Новости систематики высших растений, 1978, вып. 15.
10. *Егорова Т. В., Сипливинский В. Н.* Флористические находки в северо-западном Прибайкалье.— Новости систематики высших растений, 1969, вып. 6, с. 223—254.
11. Эндемичные высокогорные растения Северной Азии. Новосибирск: Наука, 1974.
12. *Чекань В. С.* Осоки Нижнего Приамурья.— Бот. журн., 1975, т. 60, № 2, с. 247.
13. *Сочава В. Б.* Высокогорная флора Дуссе-Алиня.— Бот. журн., 1932, т. 17, № 2, с. 185—202.
14. *Воробьев Д. П.* Деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968.
15. *Горовой П. Г., Панков Ю. А.* Распространение шиповника корейского на Дальнем Востоке.— Бюл. Глав. бот. сада, 1976, вып. 100, с. 90—92.
16. Определитель высших растений Якутии. Новосибирск: Наука, 1974.
17. *Доронина Ю. А.* Флора и растительность бассейна р. Уды. Новосибирск: Наука, 1973.
18. *Шага В. С., Шага Н. И.* Редкие и новые растения флоры Приамурья.— Бюл. Глав. бот. сада, 1967. вып. 97, с. 91—92.

Центральный сибирский ботанический сад
СО Академии наук СССР
Новосибирск

О СИСТЕМАТИЧЕСКОМ ПОЛОЖЕНИИ *ULMUS PINNATO-RAMOSA* DIECK EX KOEHNE И РУССКОМ НАЗВАНИИ *U. PUMILA* L.

И. А. Смирнов

В связи с интенсификацией степного лесоразведения *U. pumila* L. занял ведущее положение в лесомелиоративных насаждениях безлесных районов СССР. В настоящее время это одно из самых распространенных древесных растений. В культурных биоценозах *U. pumila* встречается от Дальнего Востока до западных границ нашего государства. В США на Великих Равнинах на его долю приходится около 75% всех посадок [1]. Этот вид отличается высокой устойчивостью к неблагоприятным факторам внешней сре-

ды, декоративностью и легкостью размножения. Однако в практике и литературе в его названии существует определенная путаница, что создает трудности при изучении биологии и систематики этого вида.

Впервые вид описан К. Линнем в 1753 г. [2] по образцам, присланным из Сибири (Забайкалья), где он встречается в виде кустарника. На русском языке он получил название вяза приземистого, карликового или ильмовника. Впоследствии (вероятно, за мелкие листья) его стали называть вязом мелколистным, хотя это название соответствует другому виду — *U. parvifolia* Jacq.

Вяз перистоветвистый (*U. pinnato-ramosa* Dieck ex Koehne) отобран в питомниках Германии в конце прошлого века и описан в 1910 г. Э. Кёне [3] как самостоятельный вид.

Так как исходный материал был получен из Туркмении и Западной Сибири, то вязом перистоветвистым стали называть вяз приземистый, произрастающий в Средней Азии, Казахстане, а позднее — на юге Европейской части СССР. Э. Кёне отмечал, что *U. pinnato-ramosa* очень близок к *U. pumila* и отличается от него лишь более короткими черешками, менее продолговатыми листьями, опушенностью и большей перистостью ветвей. Отличить вяз перистоветвистый от приземистого по этим признакам практически невозможно. И. А. Грудзинская [4] показала, что различия между этими видами настолько несущественны, что вяз перистоветвистый нельзя признать самостоятельным видом. Тем не менее в современной научной литературе одни авторы называют *U. pumila* L. вязом перистоветвистым, другие — мелколистным, третьи — карликовым или приземистым.

С целью уточнения морфологических различий между *U. pumila* и *U. pinnato-ramosa* мы в 1972 г. выписали семена этих видов вяза из различных географических пунктов нашей страны. Семена вяза приземистого были присланы из Днепропетровска, Ростова-на-Дону, а также из различных пунктов Читинской обл. Семена вяза перистоветвистого получены из Аскании-Нова, Днепропетровска, Куйбышева, Москвы, Ростова-на-Дону и были собраны в г. Балхаше (Карагандинской обл.) и в Алма-Ате. Некоторые авторы [5] отмечают, что различить эти виды можно по величине крылаток. Для проверки этого положения из каждого образца по методу средней пробы было отобрано и измерено по 50 крылаток. Размеры крылаток вяза перистоветвистого изменялись в пределах от 10,6±0,2 мм (из Куйбышева) до 12,7±0,2 мм (из Москвы), а вяза приземистого — от 10,7±0,2 мм (из Ростова-на-Дону) до 13,2±0,2 мм (из Днепропетровска). Следовательно, отличить присланные виды по величине крылаток невозможно. Крылатки вяза приземистого, полученные из Читинской обл., были несколько крупнее крылаток вяза перистоветвистого, собранных в Казахстане, однако различия эти не существенны (табл. 1).

В литературе по этому вопросу нет единого мнения. Большинство авторов считают, что крылатки вяза перистоветвистого имеют размер 9—14 мм [5—6], а вяза приземистого — 15—20 мм [5—7]. Некоторые авторы приводят размер 15—20 мм и для вяза перистоветвистого [8].

Присланные семена были высеяны в грунт питомника Балхашского опытного поля. На третий год после посева, в 1974 г., произвели обследование сеянцев вяза приземистого, выращенных из читинских семян, и вяза перистоветвистого из семян, собранных в Балхаше. Из описания однолетних побегов трехлетних растений вяза приземистого и вяза перистоветвистого, приведенного ниже, видно, что у обоих видов однолетние побеги у основания голые, а к вершине опушенные. На листьях волоски располагаются в углах боковых жилок (у вяза приземистого они видны при увеличении). Отмечается тенденция к увеличению интенсивности опушения у вяза перистоветвистого, однако различить виды по этому признаку не представляется возможным.

В литературе встречаются сведения [5—6] о наличии волосков на побегах вяза перистоветвистого. Большинство же исследователей [5, 6], в том

Таблица 1

Размер крылаток вяза перистоветвистого и вяза приземистого из различных мест произрастания

Место сбора семян	Ширина, мм		Коэффициент вариации, %
	средняя	от — до	
Вяз перистоветвистый			
Ростов-на-Дону	10,9±0,17	13,0—7,5	11,0
Днепропетровск	11,2±0,17	13,5—8,0	10,5
Куйбышев	10,6±0,16	13,0—8,0	10,8
Аскания-Нова	11,9±0,19	15,0—9,0	11,4
Москва	12,7±0,22	15,0—9,5	12,4
Алма-Ата	10,75±0,25	12,5—8,0	8,9
Балхаш	10,8±0,15	13,0—8,0	9,8
Вяз приземистый			
Ростов-на-Дону	10,7±0,17	13,0—7,0	11,1
Днепропетровск	13,2±0,20	16,0—9,0	10,5
Ст. Оловянная, Читинская обл.	11,4±0,21	14,0—8,5	12,7
Ст. Андриановка, Читинская обл.	11,4±0,26	15,0—8,0	16,1
Чита, лесхоз	13,1±0,36	17,0—8,0	19,7

Вяз приземистый	*Вяз перистоветвистый*
Листья эллиптические, вытянутые, симметричные по горизонтальной и вертикальной осям, основания равнобокие	Листья широкоэллиптические, симметричные по вертикальной оси, основания более округлые, равнобокие или почти равнобокие.
Стебли светло-коричневые, у основания голые, к вершине опушенные белыми короткими волосками	Стебли от светло-коричневых до светло-желтых, у основания голые, опушение начинается с 1/4 длины и усиливается к вершине побега. Волоски короткие
Осевая жилка листа с нижней стороны голая, при увеличении в 32 раза в углах отхода боковых жилок просматриваются участки волосков	Волоски на главной жилке на нижней стороне листа редкие, в углах отхода боковых жилок обильные

числе проводивших работы в районе Байкала и на Дальнем Востоке [7, 9], отмечают, что побеги вяза приземистого голые, иногда опушенные. Что касается листьев, то они свободны от опушения у вяза перистоветвистого [5, 6, 8], а у вяза приземистого имеются волоски в углах отхождения боковых жилок. Столь противоречивые данные получаются, вероятно, потому, что оба вида отличаются значительной экологической пластичностью.

Лист у растений, выращенных из читинских семян, более вытянут и симметричен по обеим осям; наиболее широкая его часть находится в середине листовой пластинки. У растений из местных семян наиболее широкая часть листа несколько смещена к основанию.

Результаты измерений были обработаны биометрически (табл. 2). На основании данных 50 измерений найдены средние значения каждого показателя. Оказалось, что длина побегов и междоузлий, число пар жилок у вяза перистоветвистого и вяза приземистого не различаются (лимиты почти одинаковы, а различия средних по тесту Стъюдента не достоверны).

Меньшая длина и ширина листьев у местных растений *U. pinnato-ramosa*, по-видимому, объясняется развитым в поколениях ксероморфизмом и большей засухоустойчивостью, о чем свидетельствует большее количество проводящих пучков на единицу длины листовой пластинки и более интенсивное опушение. У местных растений того же вида по периферии листовой пластинки число пар зубчиков несколько меньше и черешки листа немного короче (разность достоверна по тесту Стъюдента). Однако череш-

Таблица 2

Изменчивость количественных признаков у трехлетних растений вяза приземистого и вяза перистоветвистого

Признак	Вяз приземистый		Вяз перистоветвистый	
	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	лимиты	$\bar{x} \pm S_{\bar{x}}$	лимиты
Длина побега, см	26,6±5,1	47—18	34,3±7,1	53—19
Длина междоузлий, см	1,79±0,10	3,2—0,3	1,74±0,09	3,7—0,2
Длина листовой пластинки, см	5,40±0,15	7,2—1,7	3,75±0,09	5,4—2,3
Ширина листовой пластинки, см	2,41±0,56	3,2—1,3	1,97±0,05	3,0—1,1
Число пар жилок	11,4±0,27	15—6	11,8±0,21	15—8
Число пар жилок на единицу длины листа	2,11	—	3,15	—
Число пар раздвоенных жилок	2,31±0,14	5—1	3,56±0,19	8—2
Число пар зубчиков листа	23,9±0,57	32—12	19,1±0,46	26—11
Длина черешка, мм	3,68±0,10	5,4—2,1	3,08±0,08	4,6—1,6

ки у растений обоих видов довольно короткие — их длина колеблется от 2 до 5 мм. Кроме того, коэффициент дискриминации, вычисленный по А. А. Любищеву [10]:

$$K = \frac{(\bar{x}_1 - \bar{x}_2)^2}{S_1^2 + S_2^2} = \frac{(3,68 - 3,08)^2}{0,78^2 + 0,68^2} = 0,34,$$

незначителен и свидетельствует о том, что длина черешка не является диагностическим признаком для определения различий между вязом перистоветвистым и приземистым. Признак будет надежным, если трансгрессия в исследуемых выборках отсутствует, а коэффициент дискриминации при 5%-ном уровне существенности изменяется от 5 до 6. Подобным условиям не отвечает ни один признак, характеризующий растения обоих видов и приведенный в табл. 2.

Отличительным признаком вяза приземистого при сравнении с вязом перистоветвистым некоторые авторы [11] считают способность боковых жилок его листа раздваиваться. Обычно боковые жилки листа вяза строго параллельны друг другу. Как видно из табл. 2, раздвоение жилок характерно для представителей обоих видов, для вяза перистоветвистого даже в большей степени (каждая третья жилка раздвоена, против каждой пятой у вяза приземистого). Разность между средними достоверна, но отличительным признакам раздвоенность проводящих пучков служить не может, так как коэффициент дискриминации равен 0,34.

Некоторые авторы отмечают различия между вязом приземистым и вязом перистоветвистым в цвете или в степени трещиноватости коры взрослых деревьев, в окраске молодых побегов. У вяза приземистого кора глубокотрещиноватая [5, 9], а у вяза перистоветвистого — трещины коры неглубокие. Окраска молодых побегов у *U. pumila* желтая или желтовато-пепельная [5, 6—9], а у *U. pinnato-ramosa* побеги серовато-опушенные или оливково-серые [5—6]. Эти признаки могут служить при диагностике видов лишь как вспомогательные, если есть главные. Различить виды по этим критериям, на наш взгляд, также трудно, учитывая элемент субъективности в оценке степени и глубины трещиноватости коры и окраски побегов: при этом нельзя исключать возможную экологическую пластичность растений.

Многие исследователи, в том числе и Э. Кёне [3], считают главной отличительной особенностью вяза перистоветвистого способность к образованию силлептических побегов и отмечают, что у вяза приземистого эта способность выражена меньше. Действительно, в экстремальных условиях

Монголии, а также в Джунгарском Алатау и в Забайкалье, где наряду с древовидными формами *U. pumila* встречаются и кустарниковые, он, особенно в последнем случае, возможно, и не образует силлептических побегов; во всяком случае, по этому поводу нет указаний в литературе. Однако вяз перистоветвистый в Казахстане, Киргизии, Средней Азии, на юго-востоке и юге Европейской части Советского Союза, где он широко распространен, образует мощную систему силлептических побегов первого, второго и даже третьего порядка. Его боковые почки обладают способностью прорастать в тот же год. Весной в конце мая (для условий центральной части Казахстана), когда на главном побеге образуется пять-шесть листьев, пазушная почка листа начинает прорастать; за ней прорастают и все остальные почки. Все боковые побеги лежат в одной плоскости. При высоком агрофоне в условиях Северного Прибалхашья на главном побеге, средняя длина которого составляет 90 см, образуется 48—49 почек, 60—64% которых прорастает в тот же год. Наиболее интенсивно нарастают силлептические побеги (до 100 см в декаду на один главный побег) в середине июля. В это время образуются самые длинные боковые побеги. Средняя длина одного силлептического побега — 30 см, а общая длина на один главный побег составляет 580—604 см. К концу июля начинают прорастать почки на первичных побегах и образуются вторичные побеги.

В среднем 20% первичных побегов дают вторичные. На первичном силлептическом побеге прорастают 13—14% почек. Общая длина вторичных силлептических побегов на один главный побег составляет 87—91 см. На богатых почвах у вяза перистоветвистого могут образоваться побеги третьего порядка. При выращивании его в условиях вегетационного опыта при влажности почвы 20% от полной влагоемкости, а также в богарных условиях при общей норме осадков 108 мм длина главных побегов в условиях дефицита влаги незначительна, а силлептические побеги вовсе не образуются. Результаты обследования показали, что растения вяза приземистого, выращенные из семян, полученных из Читинской обл., образовывали в Северном Прибалхашье силлептические побеги, но в несколько меньшем числе, чем местные растения, и располагались эти побеги на главной оси хаотично. Аналогичный опыт был проведен на Джаныбекском стационаре в западной части Казахстана [4]. Сеянцы из забайкальских, дальневосточных и среднеазиатских семян обладали способностью образовывать перистые побеги. Интенсивность образования этих побегов для различных групп была неодинакова, но различия между группами были несущественными. Образование силлептических побегов в условиях богары находилось в прямой зависимости от количества осадков: во влажные годы их было больше, а в сухие — меньше или они почти не образовывались.

Итак, указанные Э. Кёне [3] и другими авторами [5—6, 11] различия между вязом приземистым и вязом перистоветвистым не подтвердились, за исключением менее выраженной перистости ветвей у последнего вида. Кроме того, нет оснований считать, что ареалы этих видов разобщены [6]. Совсем недавно это подтвердил В. П. Голоскоков [12], изучивший естественный ареал *U. pumila* в юго-восточной части Казахстана. Поэтому мы присоединяемся к мнению И. А. Грудзинской [4] о том, что и *U. pinnato-ramosa* не является самостоятельным видом, тем более, что перистость ветвей даже в одних и тех же условиях не бывает постоянной и зависит от внешних факторов. Практически эти виды различить невозможно.

Представляется целесообразным оставить за рассматриваемым видом приоритетное название *U. pumila* с переводом на русский язык «вяз приземистый». Русское название «вяз мелколистный» соответствует другому виду, а название «вяз карликовый» для высокого дерева в несколько десятков метров также принять нельзя. В пустынях Монголии встречаются сравнительно невысокие деревья этого вида с широкой кроной [13], которые можно охарактеризовать как приземистые. Это название, на наш взгляд, наиболее удачно.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Webb W. E.* A report of Ulmus pumila in the Great Plains Region of the United States.— J. Forest., 1948, vol. 46, N 4, p. 274—283.
2. *Linnei E.* Species plantarum. 1753, vol. 1, p. 225—226.
3. *Koehne E.* Ulmus pinnato-ramosa Dieck.— In: Reportorum Sp. novarum reg. veg. Berlin, 1910, Bd. 8.
4. *Грудзинская И. А.* Заметки об *U. pumila L.*— Бот. матер. гербария БИН им. В. Комарова АН СССР, 1961, т. 21, с. 114—121.
5. *Лозина-Лозинская А. С.* Ulmaceae Mirb. Ильмовые.— В кн.: Деревья и кустарники СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1951, т. 2, с. 493—523.
6. *Ярмоленко А. В.* Ulmaceae Mirb. Ильмовые.— В кн.: Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1936, т. 5, с. 360—373.
7. *Балаболина Г. В.* Ильм мелколистный для озеленения городов и сел Прибайкалья.— Изв. Иркутского с.-х. ин-та, 1968, вып. 26, т. 2, ч. 2, с. 118—121.
8. *Ванин А. И.* Определитель деревьев и кустарников. М.: Лесная промышленность, 1967.
9. *Воробьев Д. П.* Декоративные деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968.
10. *Любищев А. А.* О применении биометрии в систематике.— Вестн. Ленинградского ун-та, 1959, № 9, с. 128—136.
11. Флора БССР. М.: Сельхозгиз, 1949, т. 2.
12. *Голоскоков В. П.* Вяз карликовый в Джунгарском Алатау.— Бот. матер. гербария Ин-та ботаники АН КазССР, 1974, вып. 8, с. 3—10.
13. *Смирнов В.* Вязы в Монголии.— Вестн. АН СССР, 1933, № 6, с. 48—52.

Балхашское опытное поле
Джезказганская обл.
Балхаш

КЛЕН КОМАРОВА НА ЮГЕ ПРИМОРЬЯ

В. М. Урусов, В. А. Недолужко

Acer komarovii Pojark. на советском Дальнем Востоке встречается только на юге Приморья. Он типичен почти исключительно для широколиственно-хвойных лесов заповедника «Кедровая падь» и водораздела верховий рек Нарвы и Барабашевки (система хребта Черные горы в Хасанском районе) и заходит в верховья р. Борисовки, т. е. еще на 50 км далее к северу. В «Кедровой пади» и Черных горах он иногда является преобладающим видом клена в древостоях северных склонов гор. Скудость сведений о биологии вида [1, 2] и противоречивость представлений о его морфологии и таксономическом ранге [1, 3—5] побудили нас провести специальное исследование морфологии, биологии и распространения клена Комарова в фитоценозах «Кедровой пади».

Впервые для азиатского материка (для северной части Корейского полуострова) вид был описан В. Л. Комаровым [6] под названием *Acer tschonoskii* Maxim. var. *rubripes* Kom. И. С. Басаргин описал клен Комарова уже из заповедника «Кедровая падь», но тоже как разновидность клена Чоноски [1]. Позже на основании строения цветков и листьев А. И. Пояркова сделала заключение о видовой самостоятельности клена Комарова [3], что, однако, оспаривалось [4].

Мы разделяем мнение о видовой самостоятельности клена Комарова, но в объеме географического вида В. Н. Ворошилова [4, с. 5]. По нашему мнению, к распространенному на Корейском полуострове, в Северо-Восточном Китае и юге Приморья подвиду клена Чоноски *A. tschonoskii* subsp. *komarovii* Pojark., отличающемуся от типичных японско-курильских образцов только более узким (не менее чем вдвое) концом крыла семени и, возможно, окраской черешков и молодых побегов, удобнее применять подвидовой эпитет. Наши наблюдения позволили уточнить диагноз вида.

Клен Комарова — двудомное дерево (не куст!) третьей величины, высотой обычно до 10 иногда до 13—15 м, со стволом до 12—20 см в диаметре. Его жизненная форма является как бы переходной между низкими деревьями и высокими кустарниками, хотя взрослые растения этого вида почти всегда имеют выраженный ствол, а наличие нескольких стволов рядом наблюдается как исключение и связано с возобновлением пневой поросли. В то же время растениям клена Комарова, особенно в раннем возрасте, свойственно произрастание постепенно изреживающимися группами, к 40 годам уже малочисленными. Переходным положением жизненной формы, на наш взгляд, обусловлен и характер возобновления вида, в частности его склонность к корнеотпрысковому возобновлению.

Цветки клена Комарова собраны в простые одиночные малоцветковые кисти длиной 4—6 см и расположены очередно по четыре-пять на цветоножках до 10 мм длиной. Кисти развиваются из верхушечных почек укороченных боковых побегов между парами листьев. Цветение происходит в последней декаде мая. Семена созревают в конце августа. Они противоположно выпукло-вогнутые, как у клена Чоноски, но крылатки расходятся в основном под тупым углом (около 100°) или под углом, близким к прямому. Край листа и концы лопастей всегда мелкопильчатые, что не свойственно другим дальневосточным видам клена и может служить главным отличием кленов Чоноски и Комарова от морфологически близких видов. Листья до 100 мм длиной и 105 мм шириной, пяти-семилопастные; лопасти, особенно средняя, более выражены и вытянуты, чем у клена бородатого, с длинными, оттянутыми в стороны пильчатыми остроконечиями. Изредка встречается форма с исключительно широкими, как у порослевых побегов, листьями, более близкая к островному клену Чоноски, крылатки которой, к сожалению, собрать не удалось. Зимующие почки — на ножках с двумя вишнево-красными наружными и интенсивно розовыми внутренними чешуями.

Следует отметить, что многие из приводимых изображений вида не точны. Так, во «Флоре СССР» [3, с. 605] изображенные крылатки нетипичны, а в «Определителе растений Приморья и Приамурья» [7, с. 265] вместо листа клена Комарова на рисунке дан лист клена бородатого, но с присущим клену Комарова мелкопильчатым краем.

Хотя ветви и листья клена Комарова и клена бородатого похожи, правомерность помещения клена Комарова в секцию Macrantha Pax. несомненна; что же касается рядовой принадлежности вида, то, видимо, его следует поместить между рядами Tegmentosa Pojark. и Micrantha Pojark., так как, вопреки указаниям А. И. Поярковой [3], его пыльники не имеют заметного острия.

В Черных горах клен Комарова типичен для многопородных широколиственно-хвойных лесов водоразделов, в первом ярусе которых преобладают кедр или дуб, участвуют ель аянская и пихта цельнолистная; во втором — пихта белокорая, различные виды березы, в том числе береза Шмидта, тис; в третьем — клены зеленокорый, ложнозибольдов, Комарова и др. Эти леса представляют как бы конгломерат дальневосточных неморальных и бореальных элементов. В заповеднике «Кедровая падь» клен Комарова встречается в нижнем ярусе древостоев по всей долине и по северным склонам бассейна р. Кедровой на протяжении примерно 14 км на высотах от 20—30 до 650 м над ур. моря и на площади до 7 тыс. га: 1) одиночно и группами (до десяти деревьев) во влажных и сырых ясенево-широколиственных и ольхово-широколиственных лесах первой надпойменной террасы; 2) одиночно, а чаще группами по 5—8 (12) деревьев во влажных широколиственно-чернопихтовых лесах с разнообразными березами и иногда возобновлением пихты белокорой от уступа второй надпойменной террасы; 3) в дериватах горных елово-пихтовых или кедрово-еловых лесов с тисом и березой шерстистой и каменноберезняках, во фрагментах этих лесов (разнокустарниково-крупнопапоротниковый, мелкопапоротниковый,

Возобновление (в тыс. экземплярах на гектар) клена Комарова в бассейне р. Кедровой (северный склон Сухореченского хребта)

Группа ассоциаций	Возобновление	
	семенное	корнеотпрысковое
1. Разнокустарниковые ольхово-широколиственные леса первой надпойменной террасы	До 0,1	До 0,22
2. Грабовые широколиственные и широколиственно-чернопихтовые леса		
второй надпойменной террасы	0,1—0,5	0,8—1,2 (2,0)
горных склонов	До 1,0	3,0—20,0
3. Широколиственно-елово-каменноберезовые леса с тисом и заманихой	0,6—1,3	6,0—30,0
4. Парковые дубняки гребня хребта	Менее 0,1	До 0,1—0,4

заманиховый, зеленомошный типы) с почвами, формирующимися на глыбистых развалах, где клен Комарова встречается всегда и иногда образует небольшие рощи; 4) одиночно и мелкими группами в дубово-широколиственных лесах на достаточно мощных почвах гребня Сухореченского хребта (лещинный парковый дубняк). В первой и четвертой группах ассоциаций с кленом Комарова обычно насчитывается по несколько взрослых его особей на одном гектаре. Возобновление происходит преимущественно корневыми отпрысками, располагающимися в периферийных зонах проекций крон: на 1 м^2 проекции кроны насчитывается до трех экземпляров корнеотпрыскового подроста этого вида.

Уже на уступе второй надпойменной террасы клен Комарова растет в гораздо большем количестве: до шести взрослых деревьев на 100 м^2 и до 20 на 1 га. Возобновляется он преимущественно вегетативно: отпрыски наблюдаются на расстоянии, превышающем примерно вдвое радиус крон материнских деревьев. Отпрысковое потомство может быть очень обильным и на периферии проекций крон уже отмерших деревьев: вегетативное потомство одного дерева в сырых ассоциациях с ольхой волосистой достигает иногда 100—200 экземпляров, по 6—11 растений на 1 м^2. Семенное возобновление клена Комарова (таблица) обычно небольшое — один-три, редко до 30—50 экземпляров на 100 м^2, приурочено к скоплениям его взрослых растений и распределено более или менее равномерно. Растения клена ложнозибольдова, мелколистного, маньчжурского и зеленокорого дают по 100 и более экземпляров самосева на 100 м^2.

Вследствие сильного затенения высота подроста клена Комарова повсеместно определяется освещенностью и во второй группе ассоциаций не превышает 60—80 см (сомкнутость древостоя вертикальная, высота первого яруса — до 30 м, освещенность на поверхности почвы менее 5% от полной), в третьей группе ассоциаций — 40 см (высота первого яруса в заманиховом ельнике с тисом — до 40 м).

В насаждениях, переходных к недавним дериватам елово-широколиственных лесов, клен Комарова более многочислен, особенно в возобновлении. В елово-пихтовых и каменноберезово-еловых ассоциациях среди видов клена он преобладает — до 80 деревьев на 1 га в группах по 3—20 экземпляров. Возобновляется по-прежнему в основном в пределах этих групп. Встречена и пневая поросль этого вида. В синузиях корнеотпрыскового возобновления встречается до 30—55 растений клена Комарова на 1 м^2 в возрасте до 15 лет. Здесь же, как правило, хорошо возобновляется пихта белокорая.

В целом возобновительный процесс у клена Комарова протекает нормально, а позиции вида в лесах с его участием или стабильны (долинные

леса, широколиственно-чернопихтовые леса и дубняки гребня), или имеют тенденцию к упрочнению (ассоциации широколиственно-елово-пихтовых лесов с тисом и березой шерстистой). Увеличение роли клена Комарова в подросте и древостое, кстати, идет синхронно увеличению участия в них ели аянской и пихты белокорой, а также повышению влажности. Незначительная роль семенного возобновления клена Комарова может быть связана с выпадом всходов в отдельные периоды второй половины лета, когда поверхность почвы повсеместно пересыхает. В связи с учащением пожаров



Рост клена Комарова по высоте и диаметру

1 — ход роста по высоте;
2 — ход роста по диаметру на уровне земли;
3 — рост по диаметру на высоте груди

и уменьшением продолжительности послепожарного периода численность клена Комарова уменьшается: поверхностное расположение корневых систем приводит к выпадению растений. На территории заповедника в прошлом (200—400 лет назад) клена Комарова было, очевидно, меньше, так как дубово-железноберезовые леса, судя по распространению мощных особей этих пород и их остаткам, занимали тогда весьма обширные пространства северных склонов, что могло быть связано с более частыми, чем в XX столетии, пожарами. В настоящий момент, наоборот, мы являемся свидетелями увеличения сложности ценозов за счет пополнения их гигрофильными неморальными, квазибореальными, а отчасти и бореальными элементами. Можно ожидать, что через 50—80 лет клен Комарова во второй и третьей группах ассоциаций станет одной из самых многочисленных пород нижнего яруса древостоя.

Клен Комарова один из самых медленно растущих и, очевидно, теплолюбивых кленов Дальнего Востока. Растет в затенении весьма медленно и неравномерно. Клен Комарова способен многократно приспосабливаться к разнонаправленным изменениям условий среды, например к изменениям светового режима. Прирост по высоте увеличивается после 10—15 лет жизни и достигает 25—35 см в год; средний прирост — около 10 см (рисунок). Прирост по диаметру ствола варьирует от 1,5—2 до 0,5 мм в год и может держаться на уровне 0,7—1 мм в течение пяти — девяти десятилетий. В одном сантиметре диаметра ствола насчитывается до 40 годичных слоев, однако, несмотря на плотности и мелкослойность, древесина клена Комарова легко повреждается гнилью.

По своей ценотической приуроченности клен Комарова несомненно может быть отнесен к автохтонным элементам нижнего пояса восточноазиатской тайги. Особенности его современного распределения позволяют предположить, что и в прошлом ареал вида не был замкнут вокруг Японского моря: в восточной части Сихотэ-Алиня очень влажных, вполне благоприятных для вида местопроизрастаний достаточно и сейчас, но клена Комарова там нет.

Наличие таких видов, как клен Комарова и рододендрон Фори, в тайге Корейского полуострова, Восточно-Маньчжурских гор, Сихотэ-Алиня и Курильских островов свидетельствует скорее всего о значительной общности квазибореального флористического комплекса данных территорий и, что особенно важно, о первоначальной приуроченности этого комплекса к иному вертикальному поясу. Если бы леса с этими растениями в прошлом за-

нимали те же местопроизрастания, что и сейчас, то ареалы перечисленных и многих других видов были бы сплошными: в местах дизъюнкции ареалов, вполне достаточно подходящих для роста и самовосстановления этих видов местопроизрастаний. Таким образом, ареал клена Комарова приурочен к юго-западному побережью Японского моря в силу происхождения и биологии вида, в то же время он разорван из-за особенностей флорогенеза и, следовательно, может быть расширен.

Благодаря ниспадающей кроне, резным красночерешковым листьям сочного, мягкого тона клен Комарова является одним из наиболее декоративных деревьев Дальнего Востока. Он может быть рекомендован для введения в сады и парки районов с повышенной влажностью воздуха.

ВЫВОДЫ

Клен Комарова и типичная островная форма клена Чоноски являются викарирующими видами.

Оба вида — автохтонные квазибореальные элементы, первоначально получившие распространение в нижнем поясе приокеанической тайги.

К условиям повышенной влажности клен Комарова приспособлен благодаря совмещению семенного и корнеотпрыскового возобновления.

В ассоциациях чернопихтово-широколиственных лесов клен Комарова является формационным реликтом и указывает на смену тайги этими лесами.

Преобладание обильного корнеотпрыскового возобновления позволяет виду в настоящее время сохранить его современную роль.

Клен Комарова декоративен и пригоден для интродукции в районы с повышенной влажностью воздуха. Его можно вводить под полог существующих насаждений.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Басаргин И. С.* Новый вид клена *Acer tschonoskii* Maxim. var. *rubripes* Kom. для флоры Дальнего Востока.— Советская ботаника, 1939, № 8, с. 85—88.
2. *Воробьев Д. П.* Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968.
3. Флора СССР. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1949, т. 14.
4. *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966.
5. *Нечаева Т. И.* Конспект флоры заповедника «Кедровая падь».— В кн.: Флора и растительность заповедника «Кедровая падь». Владивосток: ДВНЦ АН СССР, 1972, с 43—88.
6. *Комаров В. Л.* Флора Маньчжурии. СПб, 1904, т. 2.
7. *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И.* Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966.

Заповедник «Кедровая падь»
Биолого-почвенного института,
Ботанический сад ДВНЦ АН СССР
Владивосток

НОВЫЕ И РЕДКИЕ ВИДЫ ФЛОРЫ ХЕХЦИРА

А. Б. Мельникова

В 1972—1976 гг. продолжалось ботаническое обследование территорий Большехехцирского заповедника, расположенного на правобережье р. Уссури, в 25 км к югу от Хабаровска. Обработка гербария показала, что наряду с дополнением во флоре заповедника выявлены виды, ранее не отмеченные для Среднего Амура [1—4], а один из них — для флоры Дальнего Востока [5].

Определяя редкость и новизну сборов, мы ориентировались на литературные данные [1—2]. Приводим перечень этих видов.

Microlepia wilfordii Moore — микролепия Вильфорда. Северный склон Большого Хехцира. На водоразделе ручья Соснинского и р. Быкова, 520 м, в расщелинах скалы «Сфинкс», на границе елово-пихтового и хвойно-широколиственного леса. Только в данном пункте, 25.VII 1975 г. Указана для юга Приморья.

Polypodium ussuriense (Regel et Maack) Regel — многоножка уссурийская. Там же, в расщелинах и по карнизам скалы «Сфинкс» и на стволе близстоящего дерева с северной стороны. Только в данном пункте, 25.VII 1975 г. Указана для Приморья, Сахалина и Курильских островов.

Hupperzia serrata (Thunb.) Rothm.— плаун пильчатый. Северный склон Большого Хехцира. Верховья р. Кабанья и ручья Соснинского, в елово-пихтовом лесу. Только в данных пунктах, 8.VIII.1974 г. Указан для Нижнего Амура, Приморья, Сахалина и Курильских островов.

Setaria faberi Herrm.— щетинник Фабера. Правобережье р. Уссури, близ устья р. Чирки. На скалах по обочинам троп среди разнотравья, группами, 19.VII.1974 г. [6].

Alopecurus brachystachyus Bieb. — лисохвост коротколосый. Устье р. Чирки, 14.VII.1972 г. Указан для Приморья как заносное и для Верхнего Амура.

Dactylis glomerata L. — ежа сборная. На галечниковых отложениях ручья Соснинского, 21.VII.1974 г. Указана для Приморья, Сахалина и Курильских островов.

Poa versicolor Bess subsp. *ochotensis* (Trin.) Tzvel. — мятлик охотский. Гора Корфовская, на лесной поляне; р. Уссури, на сопке Пограничной, 4.VI.1972 г.

Festuca pratensis Huds.— овсяница луговая. Устье р. Чирки, на скалистых склонах, 7.VII.1976 г. Указана для Приморья, Сахалина и Курильских островов.

Hordeum jubatum L. — ячмень гривастый. Окрестности пос. Бычиха, у дорог, 5.VI.1976 г. Указан для Приморья, Охотского побережья Камчатки.

Cyperus amuricus Maxim. — сыть амурская. Правобережье р. Уссури, 18.VIII.1975 г. Указана для Приморья.

C. difformis L. — сыть разнородная. Близ устья р. Чирки, на отмели, 7.IX.1976 г. Указана для Приморья.

Carex leporina L.— осока заячья. Река Уссури, на опушке смешанного лиственного леса; гора Корфовская, в высохшей канаве. Изредка, 9.VII. 1973 г. Указана для Верхнего Амура.

C. remotiuscula Wahl.— осока расставленная. Гора Корфовская, в смешанном лиственном лесу вдоль ключа; правобережье р. Уссури, урочище Свободный, 21.VI.1973 г. Указана для Приморья и Сахалина.

C. rupestris Bell. ex All.— осока скальная. Сопка Дозорная, в дубняке, близ устья р. Чирки. Указана для Приморья, Верхнего Амура и Охотского побережья.

Spirodela polyrrhiza (L.) Schleid — спиродела многокоренная. Озеро Нимфейное близ устья р. Чирки, 13.VII.1972 г. Указана для Приморья, Сахалина и Камчатки.

Gagea nakaiana Kitag.— гусиный лук Накаи. Правобережье р. Уссури, урочище Свободный; урочище Заставское близ устья р. Чирки. На полянах среди разреженного смешанного лиственного леса, куртинами. Только в данных пунктах, 14.V.1976 г.

Allium odorum L.— лук душистый. Река Уссури, урочища Свободный и Куркуниха и близ устья р. Чирки. В разреженном пойменном лесу среди разнотравья, куртинами. Места бывших поселений. Только в данных пунктах, 6.VIII.1975 г.

A. senescens L.— лук стареющий. Река Уссури, на сухих склонах утеса и в местах выхода горных пород, близ устья р. Чирки, 30.VI.1974 г. Только в данном пункте.

Lilium callosum Siebold et Zucc.— лилия мозолистая. Правобережье р. Уссури (близ устья р. Чирки), на скалах среди разнотравья и кустарниковых зарослей. Только в данном пункте, 15.VI.1974 г. Указана для Приморья.

Epipactis papillosa Franch. et Savat.— дремлик сосочковый. На водоразделе р. Пилка и ручья Золотого, 360 м, в дубняке леспедецево-лещинном у подножия Щитомордниковой сопки. Только в данном пункте, 27.VII. 1973 г. Указан для Приморья, Нижнего Амура, Камчатки, Сахалина и Курильских островов.

Gastrodia elata Blume — гастродия высокая. Пос. Корфовский, на сырых местах. Только в данном пункте, 25.VII.1975 г.

Polygonum dentato-alatum Fr. Schmidt — горец зубчато-крылатый. Устье р. Чирки, 10.VII.1976 г. Указан для Приморья.

P. longisetum De Bruyn — горец длиннощетинковый. Устье р. Чирки, на пустырях, 17.VII.1973 г. Указан для Приморья, Сахалина и Курильских островов.

P. pacificum V. Petrov ex Kom.— горец тихоокеанский. Пойма р. Чирки, близ устья, 14.VII.1976 г. Указан для Приморья и Южного Сахалина.

P. thunbergii Siebold et Zucc.— горец Тунберга. Устье р. Чирки, среди кустарниковых зарослей на опушке, 18.IX.1974 г. Указан для Камчатки, Сахалина и Курильских островов.

Cucubalus japonicus (Miq.) Worosch.— волдырник японский. Река Уссури (урочище Куркуниха и близ устья р. Инженерка), среди разнотравья и полынных зарослей, на месте бывших поселений, 16.IX.1974 г. Только в данных пунктах. Указан для Приморья, Сахалина и Курильских островов.

Ranunculus rigescens Turcz.— лютик жесткий. Село Казакевичево, надпойменная терраса р. Уссури, на поляне сплошными зарослями. Только в данном пункте, 9.V.1972 г. Определено В. Н. Ворошиловым. Новый вид для флоры Дальнего Востока. Указан для Восточной Сибири, общее распространение — Монголия [5].

Bunias orientalis L.— свербига восточная. Устье р. Чирки, 23.V.1976 г. Указана для юга Приморья как заносное.

Berteroa incana (L.) DC.— икотник серый. Устье р. Чирки, на обочине узкоколейки у подножия горы Корфовская, 10.VIII.1973 г. Указан для Приморья и Камчатки как заносное.

Euonymus maackii Rupr.— бересклет Маака. На песчаном берегу р. Уссури. Только в данном пункте, 27.VII.1974 г.

Hibiscus trionum L.— гибискус тройчатый. Устье р. Чирки, на полянах и у дорог. Только в данном пункте, 27.VII.1972 г.

Epilobium glandulosum Lehm.— кипрей железистый. По сырым местам вдоль ключа близ пос. Корфовский, 9.VIII.1973 г. Указан для северного Приморья, Нижнего Амура, Камчатки, Сахалина и Курильских островов.

Circaea cordata Royle — двулепестник сердцевидный. На полянах среди разреженного лиственного леса близ устья р. Чирки; на склонах сопок в кедрово-широколиственном лесу правобережья р. Уссури вдоль дорог, небольшими куртинами и всегда на осветленных местах. Изредка, 24.VII. 1973 г. Указан для Приморья, Сахалина и Курильских островов.

Peucedanum terebinthaceum (Fisch. ex Trev.) Ledeb.— горичник терпентинный. На сухих склонах р. Уссури и р. Шереметьева, 1.VIII.1972 г. Указан для Верхнего Амура.

Chimaphila japonica Mig.— зимолюбка японская. Правобережье р. Уссури (между урочищами Свободный и Куркуниха), на вершине сопки в разреженном лиственном лесу, 18.IX.1974 г. Только в данном пункте. Указана для Приморья, Сахалина и Курильских островов.

Pyrola dahurica (Andres) Kom.— грушанка даурская. В лиственном

лесу в верховье ручья Золотого; на сухом осоково-разнотравном склоне правобережья р. Уссури; на каменистых выходах горных пород правобережья р. Цыпа. Редко, 27.VI.1973 г. Указана для Приморья, Охотского побережья и северной части Сахалина.

P. subaphylla Maxim.— грушанка почти безлистная. В смешанном лиственном лесу левобережья р. Шереметьева. Редко, 10.VI.1972 г. Указана для Приморья и Курильских островов.

Monotropa uniflora L.— вертляница одноцветковая. Правобережье р. Пилка, 200 м, на западном склоне сопки в хвойно-широколиственном лесу на корнях *Betula costata*, 21.VI.1973 г. Встречена однажды. Указана для Приморья, Сахалина и Курильских островов.

Convolvulus fischerianus V. Petrov.— вьюнок Фишера. Устье р. Чирки, на поляне среди разнотравья, 22.VII.1974 г. Указан для Приморья.

Calystegia hederaceae Wall.— повой плющевидный. Северная часть заповедника, урочище Восход, среди разнотравья, 1.VIII.1972 г. Указан для Приморья и Амура (Комсомольск).

Echinocystis lobata (Michx.) Torr. et Gray — эхиноцистис колючий. Устье р. Чирки, 21.VIII.1976 г. Указан для Приморья, где разводится и дичает.

Artemisia desertorum Spreng.— полынь суходолинная. На скалах среди разнотравья и кустарниковых зарослей близ устья р. Чирки; на каменистых россыпях правобережья р. Уссури, 21.VII.1973 г. Указана преимущественно для Верхнего Амура.

Arctium tomentosum Mill.— лопух войлочный. Устье р. Чирки, среди разнотравья и кустарниковых зарослей, 15.VII.1972 г. Указан для Приморья и Курильских островов, как заносное.

Cichorium intybus L.— цикорий обыкновенный. Пос. Корфовский, в его окрестностях и на насыпи из гранитной крошки близ карьера. Редко, 10.VII.1973 г. Только в данном пункте. Заносное. Указан для Приморья, Камчатки, Сахалина и Курильских островов.

Расширены ареалы некоторых очень редких растений, встречающихся на Хехцире.

Juniperus davurica Pall.— можжевельник даурский. Верховье р. Цыпа, 8.VII.1976 г. На каменистых россыпях, 350 м. Образует заросли под пологом смешанного леса и на открытых местах на площади 1500 м^2. Ранее был представлен одним экземпляром близ устья р. Чирки, на месте бывших поселений [7].

Butomus umbellatus L.— сусак зонтичный. Илистые отмели залива Пешкова, близ устья р. Чирки, 17.VII.1972 г. Образует заросли. Ранее отмечен единичными экземплярами [7].

Rosa koreana Kom.— роза корейская. Верховье р. Инженерка, на выходах горных пород в хвойно-широколиственном лесу, 29.VII.1976 г. Ранее отмечена в верховьях р. Пилки [4].

Гербарные образцы приведенных растений хранятся в коллекции Большехехцирского заповедника.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Ворошилов В. Н.* Флора советского Дальнего Востока. М.: Наука, 1966.
2. *Воробьев Д. П., Ворошилов В. Н., Горовой П. Г., Шретер А. И.* Определитель растений Приморья и Приамурья. М.; Л.: Наука, 1966.
3. *Черепанов С. К.* Свод дополнений и изменений к «Флоре СССР». М.; Л.: Наука, 1973.
4. *Бабурин А. А.* К флоре Хехцира.— Бюл. Глав. бот. сада, 1969, вып. 72, с. 41.
5. Флора СССР. М.; Л.: Наука, 1935, т. 7.
6. *Цвелев Н. Н.* Злаки СССР. Л.: Наука, 1976.
7. *Мельникова А. Б.* К флоре Большехехцирского заповедника.— В кн.: Вопросы географии Дальнего Востока. Растительный мир. Хабаровск, 1972, вып. 10, с. 7.

Большехехцирский заповедник
Хабаровский район
с. Бычиха

АНАТОМИЯ, ЦИТОЛОГИЯ, ЭМБРИОЛОГИЯ

АНАТОМО-ГИСТОХИМИЧЕСКИЕ ОСОБЕННОСТИ СОРТОВ ИРИСА, РАЗЛИЧАЮЩИХСЯ ПО УСТОЙЧИВОСТИ К ФУЗАРИОЗУ

М. Н. Талиева, Г. Г. Фурст, Г. Н. Мишина, Г. А. Ехунова

Исследование фузариоза ирисов наряду с изоляцией и идентификацией возбудителей заболевания предусматривало изучение анатомо-гистохимических признаков растений, контрастных по устойчивости и специфике их защитных реакций. Результаты такого изучения могли дать представление о вирулентности патогенов и факторах, обусловливающих устойчивость растений ириса к фузариозу. Поскольку входными воротами инфекции при фузариозах обычно являются корни и заболевание ирисов всегда сопровождалось гнилью и мацерацией корневищ [1], то основное внимание уделялось анатомическим особенностям этих частей растений. Изучались относительно устойчивые к фузариозу сорта *Iris germanica* L.: 'Midday Sun', 'Solent Breeze', 'Lilac Domino' (немецкой селекции), а также сильно поражаемые 'Nomohr', 'South Pacific', 'Pretender' (американской селекции). Для анатомо-гистохимического анализа использовали живой и фиксированный в 75%-ном этиловом спирте материал; для анатомического изучения срезы окрашивали сафранином с водной синью. Гистохимические реакции на лигнин, суберин, клетчатку, белок, дубильные вещества и крахмал проводили по общепринятым методам [2, 3]. Корневища у изученных сортов ирисов состоят из сильно утолщенных и укороченных годичных приростов-звеньев; с апикального конца происходит нарастание корневища, а с базального — медленное отмирание и распад тканей. Молодые части корневища, точнее укороченные вегетативные побеги текущего года, с верхней (спинной) стороны прикрыты влагалищами листьев и с нижней (брюшной) несут бородку из придаточных корней. В конце вегетации по мере отмирания листьев корневище освобождается от листовых влагалищ: у сортов ириса немецкой селекции полностью, у сортов же американской селекции частично сохраняются волокнистые остатки листовых влагалищ. У устойчивых сортов придаточных корней образуется больше на единицу площади корневища при значительно меньшем диаметре корня. У восприимчивых сортов — корней меньше, но они толще. Покровная ткань молодого корневища по всей окружности органа состоит из однорядного слоя плотно сомкнутых эпидермальных клеток, как правило лишенных устьиц. Эпидермис рано отмирает и сохраняет свою целостность только у устойчивых сортов. Наружная тангентальная стенка эпидермиса у последних содержит лигнин и суберин ('Solent Breeze'), полости заполнены суберином. У восприимчивых сортов эпидермис полностью разрушен и шелушивается.

Клетки основной ткани первичной коры и центрального цилиндра содержат крахмал, белки и дубильные вещества. Клетки коровой паренхимы у устойчивых сортов значительно мельче, чем у восприимчивых. По мере старения корневища наружные слои его первичной коры претерпевают

структурные изменения. Например, у сорта 'Solent Breeze' происходят активные процессы суберинизации периферийных рядов кóровой части корневища. В двух рядах ниже лежащих клеток в стенках появляется суберин, лигнин и дубильные вещества, количество которых в оболочках следующего лежащего ниже ряда клеток несколько возрастает. Два-три ряда кóровых клеток, граничащих непосредственно с толстостенными округлыми клетками осевой паренхимы, дают слабую реакцию на лигнин и дубильные вещества. В опробковевшем слое коры растений этого сорта отлагается мало крахмала, зерна которого имеют различную величину и форму.

У 'Lilac Domino' в первичной коре, состоящей из 13—14 рядов мелких клеток, наблюдаются клеточные деления; опробковение стенок коры не отмечено, но в первом субэпидермальном ряду полости клеток заполнены субериновым веществом. В шести периферийных рядах стенки клеток богаты лигнином и дубильными веществами, остальные ряды клеток содержат мало этих веществ. В периферийном слое коры наблюдаются очень мелкие единичные зерна крахмала.

У сорта 'Midday Sun' поделившихся клеток очень мало. Кóровая ткань состоит из семи-восьми рядов различных по размеру клеток. Два субэпидермальных ряда включают в себя крупные, сильно опробковевшие клетки, лежащие ниже три ряда клеток содержат дубильные вещества и лигнин, а два ряда клеток, граничащих с осевой паренхимой, дают лишь слабую реакцию на суберин и дубильные вещества. Крахмала отлагается в зоне коры очень мало, зерна его средних размеров, овальной формы.

У восприимчивых сортов ириса периферийная зона первичной коры сильно разрушена, клетки сплющены, деформированы и шелушиваются. Вся эта рыхлая масса дает интенсивную реакцию на лигнин и дубильные вещества. В сохранившихся узких щелевидных полостях полуразрушенных клеток коры сохраняются отдельные зерна крахмала, погруженные в субериновую основу. За этим мертвым слущивающимся слоем коры следуют один — четыре ряда слабо деформированных клеток, стенки которых содержат суберин, а полости — отдельные крахмальные зерна. Следует отметить, что у сорта 'South Pacific' процессу разрушения подвергается большее число клеток первичной коры (десять рядов), чем у 'Nomohr' (шесть рядов). По направлению к геометрическому центру корневища клетки становятся меньше и слабо деформируются; их стенки суберинизированы слабее. У ириса 'South Pacific' три-четыре ряда периферийных клеток коры сильно суберинизированы, лежащие ниже содержат значительно меньше суберина. В опробковевшей зоне коры клетки различаются по величине и форме и располагаются беспорядочно по окружности корневища. Опробковевшие клетки коры ириса 'Nomohr' более правильной четырехугольной формы, вытянуты в поперечном направлении, расположены сравнительно правильными радиальными рядами, в них встречаются нормальные зерна крахмала и патологические, дающие от раствора Люголя нетипичную реакцию; по-видимому, эти крахмальные зерна распадаются.

Осевой цилиндр состоит из проводящей системы пучкового типа и осевой паренхимы. Осевая паренхима занимает бóльшую площадь поперечного сечения корневища и отграничена от коры кольцом эндодермы и перициклических клеток. Последние четко выражены на брюшной стороне корневища и очень слабо развиты на спинной. Клетки осевой паренхимы значительно крупнее клеток кóровой части и очень толстостенные.

По величине и форме клетки паренхимы имеют четкие сортовые различия: у сортов немецкой селекции клетки осевой паренхимы значительно меньших размеров и более толстостенные, чем у сортов американской селекции. У всех изученных сортов в толстостенных клетках осевой паренхимы четко выражена пóровость стенок. Осевая паренхима богата крахмалом, белковыми веществами и содержит кристаллы различной формы и величины.

Устойчивые сорта содержат крахмала значительно меньше, чем восприимчивые. Величина и форма крахмальных зерен у сортов обоих групп сильно варьируют. Так, у ириса 'Lilac Domino' формируются очень мелкие крахмальные зерна овальной и округлой формы. В клетках периферии центрального цилиндра содержится по пять-шесть простых зерен крахмала. У ириса 'Midday Sun' зерна крахмала значительно крупнее, четковидной и округлой формы, содержание крахмала больше, чем у первого. Сорта 'Solent Breeze' и 'Midday Sun' имеют сходное строение крахмальных зерен, но содержание крахмала в клетках первого сорта значительно выше, чем у двух других.

В клетках осевой паренхимы в большом количестве обнаруживаются кристаллы оксалата кальция, форма и распределение которых в центральном цилиндре различны. На периферии осевого цилиндра много мелких одиночных кристаллов ромбической, пирамидальной и квадратной формы, локализованных в полостях клеток. В центральной же зоне цилиндра сосредоточены только одиночные, длинные копьевидные кристаллы, расположенные в межклетниках. Кристаллы копьевидной формы в большом количестве сопровождают ксилемную часть проводящего пучка на всем его протяжении. Как показали определения, эти кристаллы не являются солями щавелевой кислоты, а, по-видимому, представляют собой фитостерины, образующие в комплексе с сапонинами кристаллические образования [4]. Наблюдения показали, что у восприимчивых к фузариозу сортов эти кристаллы значительно мельче, короче и тоньше по сравнению с устойчивыми сортами, где они очень длинные и крупные и разнообразны по форме (рис. 1, *к*). Так, у ириса 'Midday Sun' концы кристаллов с двух сторон тупые (см. рис. 1, *б*), встречаются кристаллы, попарно сросшиеся друг с другом в радиальном направлении (см. рис. 1, *ср*). У ириса 'Solent Breeze' копьевидные кристаллы короче (см. рис. 1, *а*), чем у 'Midday Sun'. В поперечном сечении его корневища кристаллы имеют ромбовидную форму и остроконечную с одной стороны. У 'Lilac Domino' кристаллы с двух сторон остроконечные (см. рис. 1, *в*). Интересно отметить, что у восприимчивых сортов периферийная осевая паренхима характеризуется более толстостенными и крупными клетками, диаметр которых и толщина стенок уменьшаются, а величина зерен крахмала возрастает в центробежном направлении. У устойчивых сортов, наоборот, на периферии цилиндра расположены клетки небольшие и более толстостенные, в центральной зоне корневища диаметр клеток значительно увеличивается, толщина же стенок и размеры крахмальных зерен остаются без изменения.

Проводящая система корневища ирисов представлена периферийным проводящим кольцом и отдельными проводящими пучками амфивазального типа, которые располагаются беспорядочно в массе осевой паренхимы. Периферийные проводящие элементы лигнифицированы сильнее и их больше в кольце у ириса 'Midday Sun'. Придаточные корни ирисов имеют строение, типичное для однодольных растений. Зрелые придаточные корни покрыты эпидермисом, стенки клеток которого опробковевают и сохраняют свою целостность только у сортов немецкой селекции, у американских сортов эпидермис сильно деформирован и шелушивается. За эпидермисом — кора, состоящая из экзодермы, паренхимы и эндодермы и составляющая главную массу корня. Эндодерма состоит из клеток с неравномерно утолщенными стенками; по этому признаку изученные сорта ириса имеют четкие отличия. Так, у сортов немецкой селекции стенки клеток эндодермы очень толстые. У ириса 'Solent Breeze' радиальные и внутренняя тангентальная стенки сильно утолщены, и клетки приобретают форму треугольника, одна из сторон которого (наружная тангентальная стенка) несколько тоньше двух остальных (рис. 2, *в, эн*). У сортов 'Lilac Domino' и 'Midday Sun' все стенки сравнительно одинаково утолщены, форма клетки четырехугольная (рис. 2, *а, б, эн*). У устойчивых сортов в зрелом корне сохраняется мало пропускных клеток (рис. 2, *а—в, пр*) — на 12 рядовых

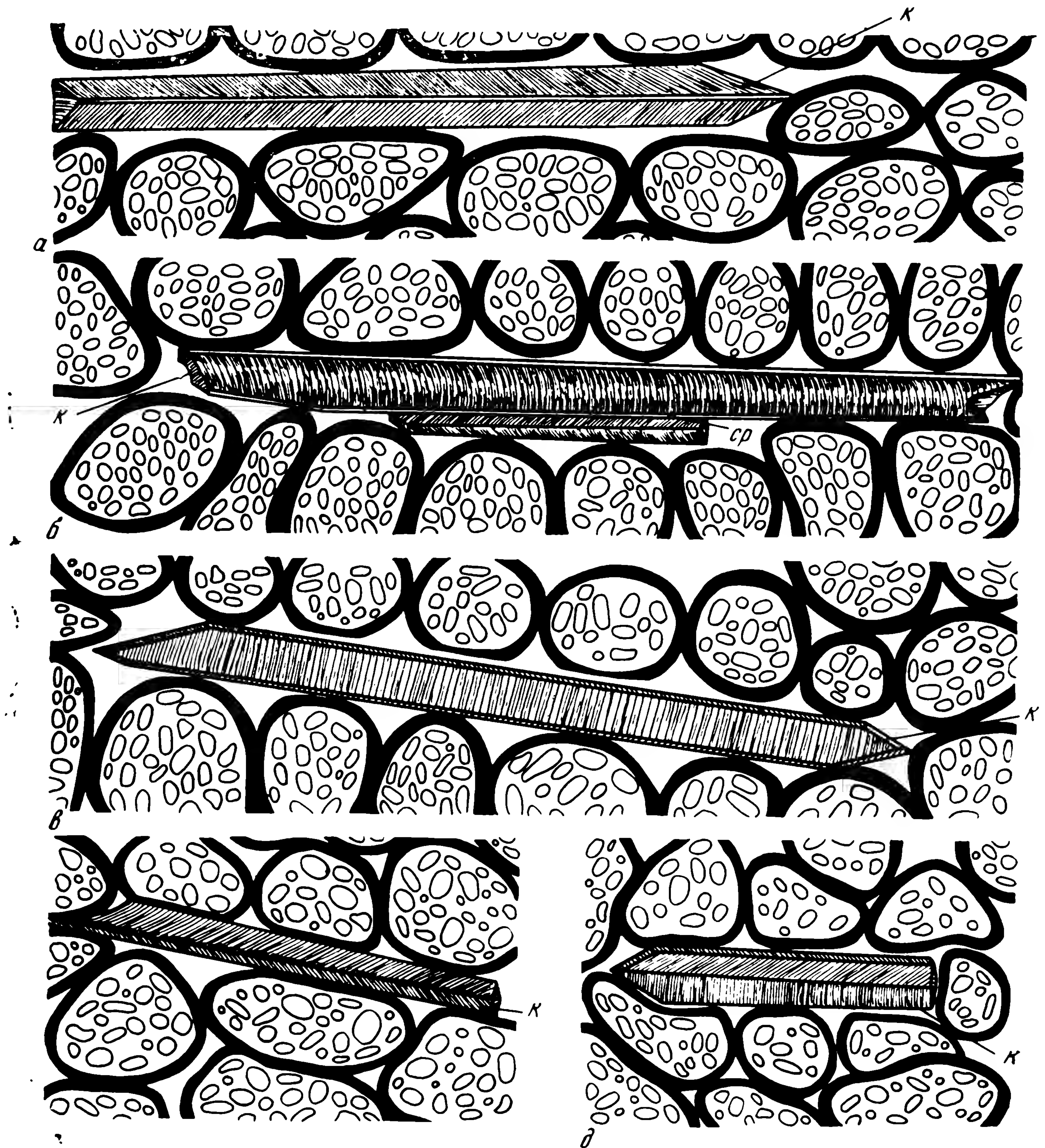


Рис. 1. Форма кристаллов в тканях корневища у сортов ириса, различающихся по устойчивости. Увел. 400

Устойчивые сорта германской селекции: *а* — 'Solent Breeze'; *б* — 'Midday Sun'; *в* — 'Lilac Domino'. Восприимчивые сорта американской селекции: *г* — 'Nomohr'; *д* — 'South Pacific'; *к* — кристалл; *ср* — сросшиеся кристаллы

клеток всего одна пропускная. У восприимчивых сортов, наоборот, пропускных клеток по окружности корня значительно больше и чередование их с рядовыми эндодермальными клетками чаще (две-три клетки рядовые и одна-две пропускные) (рис. 2, *г*, *пр*). У ириса 'South Pacific' клетки крупные, равномерно утолщенные и имеют О-образную форму (рис. 2, *г*, *эн*). У сорта 'Nomohr' стенки клеток эндодермы утолщены неравномерно: внутренняя и радиальная стенки толще, чем наружная стенка, в результате чего образуется U-образная форма клетки. Почти весь центральный цилиндр состоит из проводящих тканей, представляющих собой так называемый радиальный проводящий пучок. Ксилема занимает центральное положение и образует ряд лучей, периферийная часть которых представлена трахеидальными элементами протоксилемы, а по направлению к центру органа формируются крупные сосудистые элементы метаксилемы. Между лучами ксилемы располагается флоэма и осевая паренхима. У изученных сортов ирисов полиархность проводящего пучка выражена различно. Так, у устойчивых сортов формируется 15—16-лучевая ксилема, наименьшее число лучей отмечено у ириса 'Lilac Domino'; у восприимчивых сортов ксилема 12—13-лучевая. Гистохимический анализ показал, что одре-

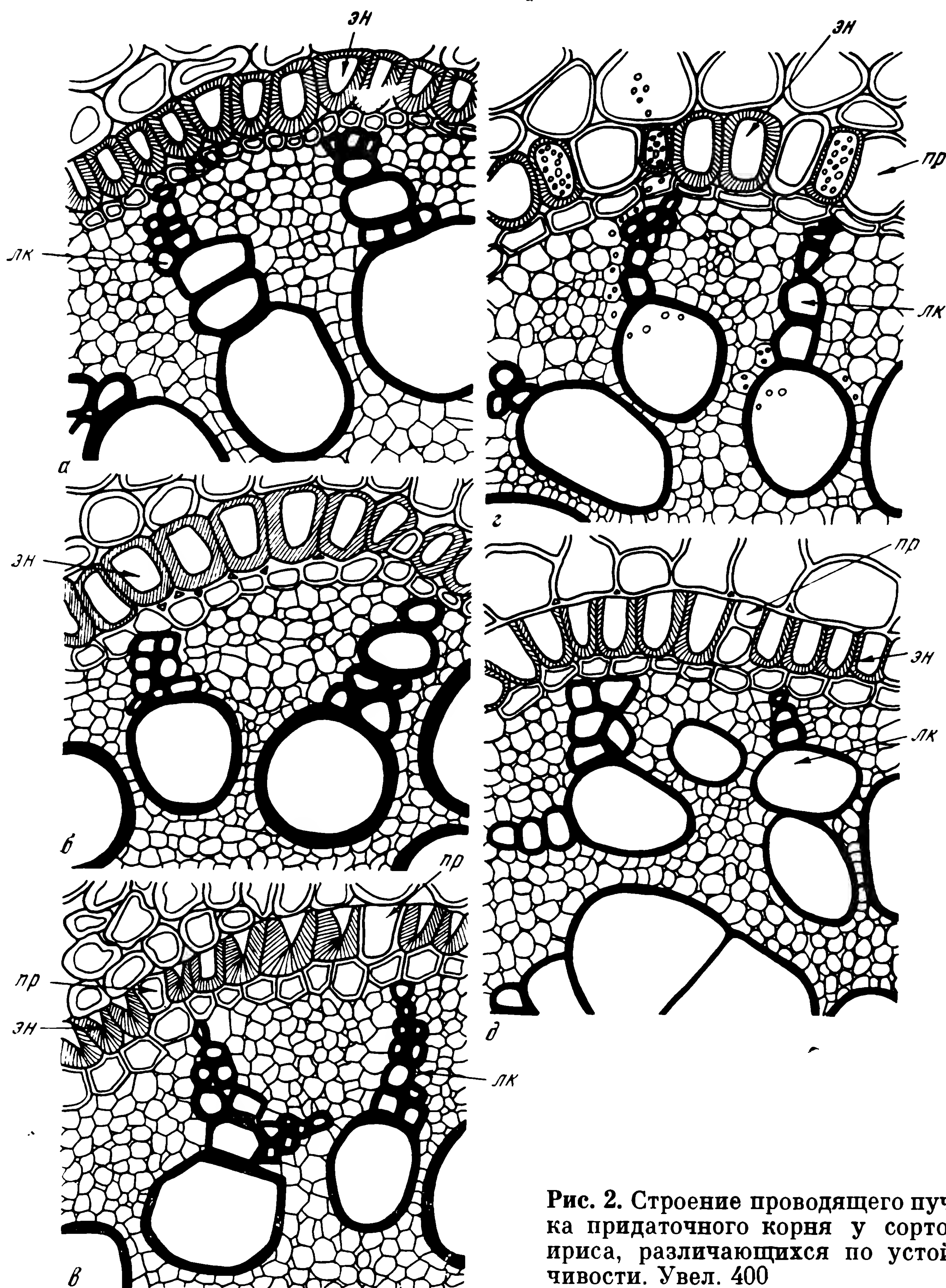


Рис. 2. Строение проводящего пучка придаточного корня у сортов ириса, различающихся по устойчивости. Увел. 400

Устойчивые сорта: *а* — 'Lilac Domino'; *б* — 'Midday Sun'; *в* — 'Solent Breeze'. Восприимчивые сорта: *г* — 'South Pacific'; *д* — 'Nomohr'; *эн* — эндодерма; *пр* — пропускные клетки; *лк* — лучевая ксилема

веснение элементов ксилемы у сортов немецкой селекции сильнее, чем у сортов американской селекции. Основная паренхима корня у последних содержит больше крахмала, белка и меньше дубильных веществ по сравнению с сортами немецкой селекции. Таким образом, корневище и придаточные боковые корни сортов ириса, различающихся по устойчивости к фузариозному увяданию, имеют ряд анатомических отличий, касающихся покровной и основной тканей, а также накопления запасных веществ в осевой паренхиме корневища.

Установлено, что у устойчивых сортов немецкой селекции опробковение первичной коры выражено сильнее и захватывает значительно больше коровых элементов, чем это было отмечено у восприимчивых сортов американской селекции (табл. 1).

Таблица 1

Характеристика периферийной зоны первичной коры корневища у сортов ириса, различающихся по устойчивости к фузариозу

Сорт	Присутствие эпидермиса	Брюшная сторона		Спинная сторона	
		Число рядов клеток	Опробковение	Число рядов клеток	Опробковение
Устойчивые					
'Midday Sun'	Есть	12	Сильное	7	Слабое
'Solent Breeze'	»	18	»	13	Сильное
'Lilac Domino'	»	18	Отсутствует	14	Отсутствует
Восприимчивые					
'Nomohr'	Нет	11	Слабое	8	Слабое
'South Pacific'	»	13	»	10	»

Из табл. 1 следует, что число рядов опробковевших клеток на брюшной стороне корневища больше у растений устойчивых сортов, за исключением 'Lilac Domino', у которого периферийная зона коры не содержит суберина.

В периферийной зоне коры у устойчивых сортов во внутренних рядах клеток наблюдаются клеточные деления, что не было отмечено у восприимчивых сортов. Это свидетельствует о более высокой регенерационной способности коры корневища устойчивых растений. В основных тканях корневища устойчивых сортов образуется значительно больше одиночных кристаллов оксалата кальция и дубильных веществ, меньше крахмала и белка в полостях клеток. Стенки клеток первичной коры и элементы ксилемы значительно сильнее лигнифицированы, чем у восприимчивых растений ириса. Эндодерма в придаточных корнях устойчивых сортов характеризуется мелкоклетностью и толстостенностью. Стенки ее клеток содержат больше суберина и лигнина. Пропускных клеток в зрелом органе значительно меньше, чем у восприимчивых сортов. Сходная корреляция была отмечена для луков с различной степенью устойчивости к ложной мучнистой росе [5].

Итак, корневище и корень устойчивых сортов характеризуются относительно мелкими, толстостенными клетками осевой паренхимы, многорядностью периферийной зоны первичной коры, высоким содержанием в ее клеточных стенках лигнина, суберина, дубильных веществ и относительно меньшим — клетчатки, сохранением целостности системы покровных тканей (эпидермиса и первичной коры) на протяжении жизни органа. Восприимчивые сорта характеризуются следующими признаками: крупными и менее толстостенными клетками паренхимы, содержащими очень много крахмала, белка и меньше дубильных веществ, слабой степенью лигнификации клеточных элементов ксилемы, общей дезинтеграцией системы покровных тканей.

Обращаясь к анализу причин устойчивости растений, мы провели опыты по искусственному заражению ирисов с целью изучения анатомо-гистохимических различий ткани в ответ на инфекцию и выявления защитных реакций. Заражали морфологически равноценные части корневищ ириса восприимчивых и устойчивых сортов. Корневища промывали в токе водопроводной воды в течение 0,5 час, затем стерилизовали 1%-ным раствором диоцида, отмывали стерильной дистиллированной водой и помещали в чашки Коха в асептические условия. Заражение проводили суспензией макроконидий и фрагментов гиф трех культур фузариев. На спинной части корневища делали надрез глубиной, не превышающей 2—3 мм, и в места пора-

нения вносили инокулюм. Контролем служили корневища с поранениями коры, в которые вводили стерильную воду. Инокулированные и контрольные тесты помещали в условия 60%-ной относительной влажности при 15°, на естественном световом дне продолжительностью около 10 час. На 7-е сутки зараженные растения в местах нанесения инокулюма обнаруживали прогрессирующий некроз ткани, на 10-е сутки на инокулированных участках ткани корневищ наблюдалось появление воздушного мицелия патогена. Анатомические анализы проводили на 10—14-е сутки на серии срезов в радиальном, тангентальном и поперечном направлениях корневища.

Анатомо-гистохимическое изучение реакции корневищ на механическое повреждение и инокуляцию показало четкие различия между устойчивыми и восприимчивыми группами растений. Детали патологоанатомических изменений ткани корневища под влиянием инокуляции представлены в табл. 2. В общей форме можно заключить, что клетки тканей корневища устойчивых сортов обладают несомненно высокой регенерационной способностью, составляющей основу их защитных реакций. В ответ на поранение, а также инокуляцию и поранение вместе у этой группы растений формируется активная меристематическая зона клеток, дающая начало образованию послераневой пробки, изолирующей очаг повреждения и инокуляции. У устойчивых сортов не наблюдается глубоких некротических изменений клеток при механическом повреждении корневища и при нанесении на раневую поверхность инокулюма. В ответ на заражение окружающая ткань интенсивно лигнифицируется; проводящая система отличается толерантностью: при заражении сохраняет свою функцию и не претерпевает значительных патологических изменений. Общая степень лигнификации и суберинизации клеток основной ткани выражена сильнее. У растений восприимчивых сортов наружная поверхность раневого среза сильно некротизируется, подстилающий слой клеток дегенерирует. При инокуляции раневой поверхности слои лежащих ниже клеток суберинизируются, одревеснения ткани не происходит. Меристематическая зона клеток не образуется, проводящие пучки разрушаются полностью.

Итак, анатомо-гистохимические особенности, отличающие устойчивые и восприимчивые сорта, являются основой их различий в реакции на поражение возбудителями фузариозов. Устойчивые растения ириса благодаря высокой регенерационной способности, обусловливающей активное развитие послераневой пробки, способны к локализации, изоляции и последующему отторжению очага поражения ткани корневища. По-видимому, это свойство лежит в основе толерантности растений ириса к фузариозной инфекции наряду с таким комплексом признаков, как мелкоклетность и толстостенность клеток первичной коры и элементов ксилемы, более высокая степень суберинизации и лигнификации тканей корневища.

Следует иметь в виду, что виды рода Fusarium, являясь типичными факультативными паразитами, обитают в почве в корневой зоне растения и способны к накоплению при длительном культивировании или монокультуре того или иного растения. При ослаблении растений под действием какого-либо неблагоприятно действующего фактора многие патогены — возбудители фузариозов — приобретают свойство поражать или убивать ткани растения, т. е. переходят от сапрофитного существования к паразитическому. Известно также, что поражение фузариозом возрастает при различного рода механических повреждениях корневой системы, в том числе вызываемых нематодами [6]. В этой связи в устойчивости ирисов к фузариозу может иметь значение такая особенность, как характер освобождения спинной стороны корневища от отмирающих листьев: у устойчивых сортов корневище полностью освобождается от них, в то время как у восприимчивых сортов оно сохраняет волокнистые остатки листовых влагалищ, которые могут служить входными воротами инфекции. Это обстоятельство следует подчеркнуть в связи с тем, что для данного заболевания характерно поражение корневища всегда со спинной (дорзальной) сторо-

Таблица 2

Патологические изменения ткани корневища ирисов под влиянием инокуляции Fusarium *и поранения*

Вариант	Сорт	Характеристика устойчивости	Характеристика состояния элементов ткани корневища					
			Наружная поверхность	Проводящие пучки	Число рядов клеток коры			
					опробковевших	одревесневших	белоксодержащих	меристематической зоны
Здоровое корневище	'Midday Sun'	Устойчивые	Норма	Норма	2	5	Вся осевая часть корневища	1
	'Solent Breeze'	»	»	»	9	8	То же	1
	'Nomohr'	Восприимчивые	Деформирована	»	8	—	»	—
	'South Pacific'	»	»	»	8	—	—	—
Поранение	'Midday Sun'	Устойчивые	Нет некроза	»	5	1	2	2
	'Solent Breeze'	»	То же	»	—	1	15	2
	'Nomohr'	Восприимчивые	Некроз	Разрушены	3	$\frac{8^*}{3}$	3	—
	'South Pacific'	»	»	»	3	$\frac{1}{20}$	12	—
Поранение + инокуляция	'Midday Sun'	Устойчивые	Нет некроза	Норма	—	1	—	2
	'Solent Breeze'	»	То же	»	2	2	$\frac{1}{4}$	1
	'Nomohr'	Восприимчивые	Некроз	Разрушены полностью	3	—	—	—
	'South Pacific'	»	»	То же	3	—	—	—

* В числителе — число наружных рядов клеток, в знаменателе — число внутренних рядов клеток.

ны. По-видимому, патоген проникает в растение не через придаточные корни, а преимущественно через листовые следы и покровную ткань корневища. Эпидермис и первичная кора корневища устойчивых растений сохраняют целостность, у восприимчивых вся периферийная зона первичной коры вследствие деформации и шелушивания представляет собой рыхлую массу полуразрушенных клеток и, следовательно, не только не является препятствием для проникновения патогена, но служит хорошим субстратом, заселяемым и используемым им в течение сапрофитной фазы развития. Эти особенности могут иметь непосредственное значение в размножении и накоплении фузариозной инфекции.

Таким образом, меры борьбы с изученным заболеванием ирисов должны быть ориентированы, помимо соблюдения первоочередных санитарно-гигиенических мероприятий, на правильную агротехнику этой культуры. Любое ослабление растений может повлиять на их устойчивость к фузариозному увяданию, нарушить равновесие системы факультативный паразит—растение в неблагоприятную для последнего сторону. Ослабление вредоносности заболеваний, вызываемых патогенами рода Fusarium, в частности *F. oxysporum* f. *vasinfectum* (Akt.) Shyder et Hansen и др., достигается созданием высокого агрофона, интенсифицирующего жизнедеятельность почвенного микробного ценоза. При этом наблюдается активизация бактерий-антагонистов в отношении возбудителей фузариозов: миколитических, целлюлозоразрушающих и аммонификаторов [7]. Однако при этом следует иметь в виду возможность синнергизма во взаимоотношениях некоторых групп микробов и фузариев [8—10]. Селекционная работа на устойчивость к фузариозам не считается бесперспективной и в данном случае может быть ориентирована на отмеченные выше анатомо-гистохимические признаки, отличающие толерантные сорта растений.

Установлен комплекс анатомо-гистохимических признаков, отличающих восприимчивые и относительно устойчивые, толерантные сорта растений ириса, которые могут быть использованы в селекционной работе на устойчивость этой культуры. В качестве признаков устойчивых растений могут быть названы: мелкоклетность и толстостенность клеток осевой паренхимы корневища; многорядность периферийной зоны первичной коры, более высокая степень лигнификации и суберинизации ее элементов; целостность системы покровной ткани — эпидермиса и первичной коры — в течение всей жизни органа. В основе устойчивости растений ириса к фузариозу лежит высокая регенерационная способность периферийных тканей корневища, обусловленная их меристематической активностью, способствующая локализации, изоляции и возможности отторжения очага поражения.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Талиева М. Н., Фурст Г. Г., Мишина Г. Н., Ехунова Г. А.* О фузариозном увядании ирисов.— Бюл. Глав. бот. сада, 1979, вып. 112, с. 60.
2. *Дженсен У.* Ботаническая гистохимия. М.: Мир, 1965.
3. *Пирс Э.* Гистохимия теоретическая и практическая. М.: ИЛ, 1962.
4. *Hegnauer R.* Chemotaxonomie der Pflanzen. Monocotyledonae. Basel; Stuttgart, 1963, Bd. 2, S. 241—288.
5. *Фурст Г. Г.* Анатомическое строение корня некоторых видов рода Allium с различной степенью устойчивости к ложной мучнистой росе.— В кн.: Физиология иммунитета культурных растений. М.: Наука, 1968, с. 110—120.
6. *Dickson Y. G.* Diseases of field crops. N. Y. etc. 1956.
7. *Палецкая Л. Н., Киселева Н. Т., Журавлева В. П., Любецкая О. С., Соколова Е. А., Кадыров Н.* Физиологические группы почвенных микроорганизмов при фузариозном вилте хлопчатника.— В кн.: Эколого-физиологические методы в борьбе с фузариозным вилтом хлопчатника. Ашхабад: Илим, 1977, т. 3, с. 83—98.
8. *Беккер З. Э., Чадова Ж. С.* Механизмы адаптации к паразитизму и ядерные циклы возбудителя фузариозного вилта хлопчатника.— В кн.: Эколого-физиологические методы в борьбе с фузариозным вилтом хлопчатника. Ашхабад: Илим. 1973. Т. 2, с. 38—58.

9. *Беккер З. Э.* Теоретические основы патогенеза, экологический фон и комплексирование мер борьбы с фузариозным вилтом.— В кн.: Эколого-физиологические методы в борьбе с фузариозным вилтом хлопчатника. Ашхабад: Илим, 1973, т. 2, с. 233—254.
10. *Оголевец Я. Г., Бурцева Э. И.* Изменение физиологических свойств *Fusarium solani* (Marit.) Арр. et Wr. при совместном культивировании с *Pseudomonas tumefaciens*.— Микол. и фитопатол., 1974, т. 8, № 5, с. 438—440.

Главный ботанический сад АН СССР

РАЗВИТИЕ И СТРУКТУРА СЕМЕННОЙ КОЖУРЫ ИРГИ КОЛОСИСТОЙ

С. А. Туманян

Североамериканское растение ирга колосистая — *Amelanchier spicata* (Lam.) С. Koch — широко распространена в культуре в СССР. В Главном ботаническом саду АН СССР она наряду с другими видами рода культивируется уже несколько десятилетий, ежегодно цветет и плодоносит [1].

Сведения об анатомическом строении семян ирги очень незначительны, а данные о развитии семенной кожуры из интегументов в литературе вообще отсутствуют. Морфологические признаки семян ирги описаны в [2], где семена этого рода и близких к нему родов рябины и аронии объединяются в одну группу. По существу, семена этих родов по признакам внешней морфологии почти не различаются. Нетолицкий [3] в описании семян яблоневых упоминает также и семена ирги. Более или менее полные данные о структуре зрелого семени ирги можно найти в книге Корнера [4].

Изучение анатомического строения семенной кожуры в процессе ее развития бесспорно представляет большой интерес для решения вопросов классификации различных таксономических групп растений [5].

Материалом для нашего исследования послужили завязи и развивающиеся семена ирги колосистой, собранные с растений, произрастающих в дендрарии ГБС АН СССР. Образцы для анализа брали через каждые 5—7 дней, фиксировали в смеси формалина, уксусной кислоты и спирта или в 70%-ном этиловом спирте. Дальнейшую обработку материала проводили по методикам, общепринятым в анатомии и цитологии.

Завязь ирги колосистой состоит из пяти плодолистиков, она пятигнездная, в каждом гнезде содержится по два семезачатка. Семезачатки анатропные, крассинуцеллятные, с двумя интегументами.

В начале цветения растения (10.V.1977 г.) интегументы семезачатка представлены 10—11 рядами паренхимных клеток. В этой стадии развития семезачатка интегументы полностью закрывают нуцеллус, в их халазальной части имеется проводящий пучок. Внутренний интегумент семезачатка представлен тремя рядами клеток.

Через семь дней (17.V) в развивающемся семезачатке благодаря антиклинальным делениям увеличиваются размеры и число рядов клеток семенных покровов, заметно укрупняется завязь, начинается формирование плода. Постепенно лишаются ядер и отчасти внутреннего содержимого некоторые клетки интегументальной паренхимы, а также и клетки наружной эпидермы (рис. 1, *а*).

В начале третьей декады мая (23.V), когда заканчивается цветение, в развивающейся семенной кожуре происходят заметные структурные изменения. Прежде всего увеличивается число рядов клеток покровов семени за счет увеличения слоев наружного интегумента на один-два (не

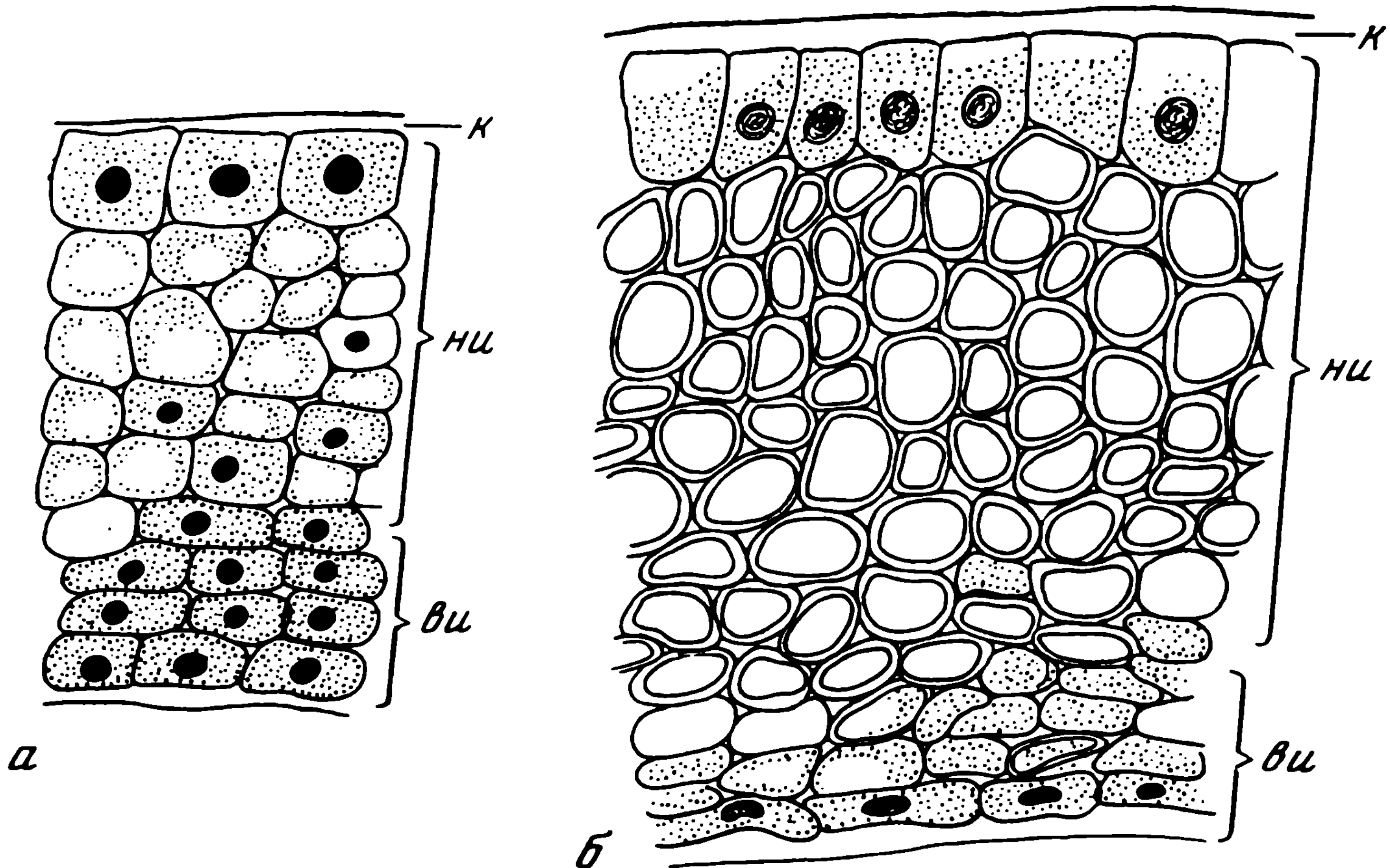


Рис. 1. Анатомическое строение покровов развивающегося семени *Amelanchier spicata* (поперечный разрез)

а — через семь дней после цветения (увел. 650); *б* — к концу цветения (увел. 260); *к* — кутикула; *ни* — наружный интегумент; *ви* — внутренний интегумент

более) ряда клеток. Таким образом, семенная кожура ирги к этому времени уже состоит из 12 или 13 рядов клеток. Клетки внутренних слоев семенной кожуры сдавливаются, облитерируются. Эпидермальные клетки наружного интегумента вытягиваются в радиальном направлении и частично лишаются ядер. Большинство клеток интегументальной паренхимы теряют внутреннее содержимое и постепенно приобретают колленхимные утолщения: в течение третьей декады мая зародыш заполняет внутреннее пространство семени. Питательные пластические вещества, содержащиеся в клетках покровов семени, расходуются развивающимся зародышем. Развивающийся зародыш теснит семенную кожуру, внутренние слои которой сильно сплющиваются и принимают тангентально вытянутую форму (см. рис. 1, *б*). К концу мая и в первых числах июня плоды и семена заметно укрупняются. Клетки наружных слоев покрова семени также значительно увеличиваются в размерах, вытягиваются в радиальном направлении и клетки наружной эпидермы. Продолжается процесс образования новых рядов клеток семенной кожуры с одновременным разрушением самых внутренних слоев. Таким образом, число рядов клеток остается неизменным. Кутикула наружной эпидермы утолщается.

В дальнейшем в процессе развития спермодермы до конца первой декады июня особых структурных изменений не наблюдается, лишь в клетках внутренней эпидермы появляются кристаллы оксалата кальция. Кроме того, все клетки семенной кожуры лишаются ядер и внутреннего содержимого (рис. 2, *а*).

Значительные изменения в структуре спермодермы происходят во второй половине июня (17.VI), когда сокращается число слоев клеток спермодермы, так как взамен разрушенных слоев клеток новые не возникают. Клеточные стенки во всех слоях значительно утолщаются, клетки сохраняют в общем округленную форму, но полностью лишаются своего содержимого. Внутренний покров семени представлен одним слоем клеток внутреннего интегумента, представляющего внутреннюю эпидерму (см. рис. 2, *б*).

Дальнейшие изменения в анатомическом строении спермодермы с третьей декады июня до полного созревания семян и семенной кожуры в основном выражаются в утолщении клеточных стенок и уменьшении межклетников. На этой стадии развития в семенной кожуре ирги уже нет

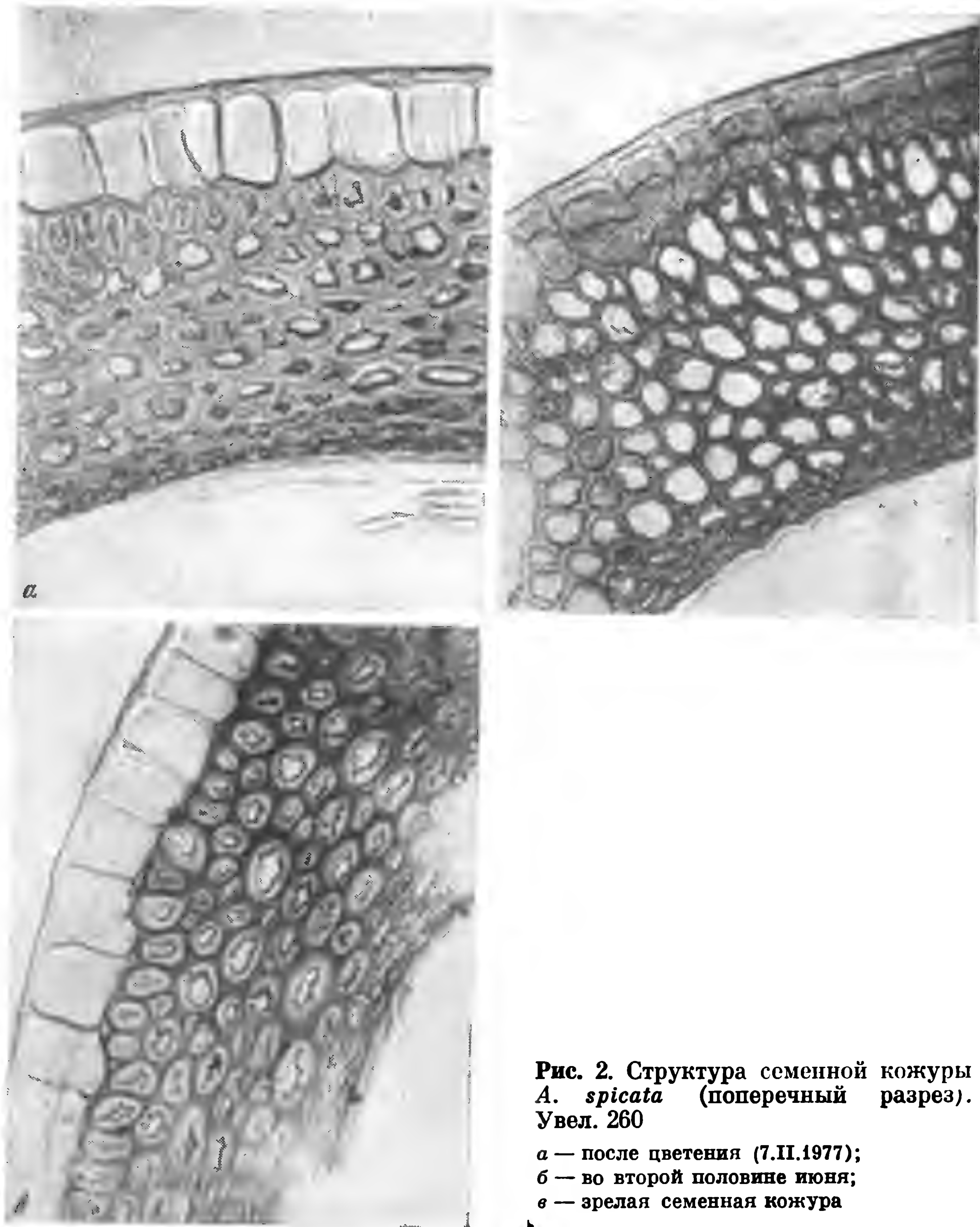


Рис. 2. Структура семенной кожуры *A. spicata* (поперечный разрез). Увел. 260

а — после цветения (7.II.1977);
б — во второй половине июня;
в — зрелая семенная кожура

ни одной живой клетки. Наружная эпидерма наружного интегумента представлена радиально вытянутыми клетками, внутренняя — сплющенными, тангентально вытянутыми клетками. Внутренняя эпидерма наружнего интегумента и наружная эпидерма внутреннего интегумента не сохраняются.

Зрелая спермодерма ирги колосистой (см. рис. 2, *в*) состоит из 10—11 рядов клеток. Наружная эпидерма состоит из тонкостенных, вытянутых в радиальном направлении светлых клеток, покрытых кутикулой. Ослизнение этих клеток не наблюдается. Клетки всех последующих слоев спермодермы сильно лигнифицированные, довольно толстостенные. Внутренние слои семенной кожуры сплющены, частично облитерированы. Внутренний интегумент представлен одним слоем клеток внутренней эпидермы, в которых содержатся кристаллы оксалата кальция. Развитие спермодермы ирги колосистой завершается во второй декаде июля.

Таким образом, семенная кожура у ирги колосистой созревает значительно раньше, чем у представителей других родов яблоневых, даже таких близких, как рябина и арония. Возможно, это связано с биологическими особенностями данного вида, обладающего большей приспособленностью к низким температурам, в связи с чем вегетация у ирги колосистой начинается несколько раньше и проходит в более сжатые сроки.

ВЫВОДЫ

Изучение спермодермы у ирги колосистой в гистогенезе выявило структурные изменения, характерные для этого процесса.

Спермодерма у ирги колосистой развивается при участии обоих интегументов, однако в зрелой семенной кожуре внутренний интегумент представлен всего одним слоем клеток внутренней эпидермы.

Стабилизация числа клеток спермодермы в процессе ее развития завершается в относительно более сжатые сроки, чем у других яблоневых. Число это равно 11, т. е. равно числу рядов клеток покровов семезачатка.

Развитие семенной кожуры ирги колосистой протекает в общем сходно с развитием спермодермы других родов яблоневых, но завершается в более ранние сроки.

ЛИТЕРАТУРА

1. Древесные растения Главного ботанического сада АН СССР. М.: Наука, 1975.
2. *Martin A. C., Barkley W. D.* Seed identification manual. Univ. Calif. Press, 1961.
3. *Netolitzky F.* Rosaceae.— In: Anatomie der Angiospermen Samen. Berlin, 1926, S. 156.
4. *Corner E. J. H.* The seed of Dicotyledons. Cambridge Univ. Press, 1976, vol. 1, 2.
5. *Wunderlich R.* Some remarks on the taxonomic significans of the seed coat.— Phytomorphology, 1967, vol. 17, N 1—4, p. 301—311.

Главный ботанический сад АН СССР

К АНАТОМИЧЕСКОЙ ХАРАКТЕРИСТИКЕ ДРЕВЕСИНЫ БОЯРЫШНИКОВ ПРИМОРЬЯ

С. А. Снежкова

Боярышник представлен в Приморье двумя довольно широко распространенными видами *Crataegus pinnatifida* Bunge из секции Pinnatifidae Zbl. и *C. maximowiczii* Schneid. из секции Sanguineae Zbl.

C. pinnatifida — боярышник перистонадрезанный. Самый крупный боярышник, по данным Д. П. Воробьева [1], достигающий высоты 4—5 м, отдельные деревья — до 7 м высоты, при диаметре у основания ствола до 20 см. Весьма декоративное растение с голыми блестящими, глубоко перисторассеченными листьями и соцветиями, достигающими 5—8 см в диаметре, из крупных белых цветков. Используется в настоящее время при озеленении городов и поселков, но недостаточно.

C. maximowiczii — боярышник Максимовича. Кустарник или небольшое деревце 4—5 м высотой и 10—15 см в диаметре. Листья перистолопастные, опушенные с обеих сторон, цветки в густых щитковидных соцветиях 5—6 см в диаметре. Довольно декоративный кустарник, который можно использовать в зеленом строительстве.

Анатомическое строение древесины приморских видов боярышника не изучено, хотя древесина европейских видов исследована довольно полно [2—7]. Все исследователи отмечали сходство в строении древесины различ-

ных видов боярышника. С. А. Туманян [4], наиболее подробно исследовавшая этот род, отмечала, что между видами имеются более или менее существенные различия в структуре лучей. Кроме того, сосуды некоторых видов боярышника могут иметь спиральные утолщения.

Материалом для исследования послужили образцы древесины, собранные в Ханкайском районе Приморского края, взятые на высоте ствола 1,3 м. Для исследований использовали несколько последних годичных слоев. Описания и измерения анатомических элементов проводили по общепринятым методикам [8].

В составе древесины: сосуды, волокнистые трахеиды, тяжевая и лучевая паренхима. Древесина рассеянно-сосудистая, многочисленные просветы сосудов в своем расположении не образуют рисунка, чаще одиночные, реже в группах по два-три, очертания просветов угловатые. Переход от ранней древесины к поздней постепенный, уменьшается число и размеры сосудов. Граница годичного слоя выражена отчетливо, благодаря наличию двух — пятислойной полоски сплюснутых волокнистых трахеид и клеток паренхимы и большему количеству сосудов в начале годичного слоя. Членики сосудов у боярышника Максимовича — 240—500 мкм длиной, у боярышника перистонадрезанного — 220—550 мкм, с короткими и длинными клювами 10—120 мкм длиной. Простые перфорации сосудов располагаются на поперечных, иногда скошенных стенках.

Межсосудистая поровость очередная, редкая. Поры крупные, свободные, реже сближенные; окаймления пор округлые, внутренние отверстия пор овальные и щелевидные, включенные. Слабо выраженные спиральные утолщения имеются у некоторых сосудов обоих видов.

Древесная паренхима обильная, диффузная, скудная вазицентрическая (по одной-три клетки), метатрахеальная в однослойных цепочках по двечетыре клетки. Оболочки клеток паренхимы тоньше оболочек основной массы древесины. Поры с сосудами овальные, многочисленные, в очередном расположении. В тяже паренхимы от двух до восьми клеток.

Волокнистые трахеиды с округлыми окаймленными порами с щелевидными внутренними отверстиями. Поры расположены обильно на радиальных и тангентальных стенках. Длина волокнистых трахеид боярышника Максимовича — 440—850 мкм, боярышника перистонадрезанного — 420—920 мкм. Окончания волокнистых трахеид зазубренные, штыкообразные и гладкие.

Лучи гомогенные, иногда с тенденцией к гетерогенности, одно-трехрядные. Высота однорядных лучей у боярышника Максимовича — 2—10 клеток, многорядных — 8—40 клеток. У боярышника перистонадрезанного высота однорядных лучей — 2—14 клеток, многорядных — 8—25 клеток.

На поперечном срезе широкие лучи у́же тангентальных диаметров сосудов, при встрече с сосудами некоторые однорядные лучи слегка изгибаются, граница годичного слоя в лучах совпадает с общей границей годичного слоя, при переходе из одного годичного слоя в другой лучи не расширяются.

На тангентальном срезе лучи двух типов: однорядные лучи линейные, многорядные — веретеновидные, часто с однорядными окончаниями из 2—12 клеток; встречаются сдвоенные лучи.

На радиальном срезе лучи составлены в основном из лежачих клеток; в краевых слоях встречаются квадратные клетки. Длина лежачих клеток в 2—8 раз превышает их высоту. Поры между клетками лучей и сосудами обильные, мелкие, овальные, в один-пять рядов по высоте клетки. Утолщения стенок клеток лучей незначительны.

Таким образом, в строении древесины исследованных видов боярышника отмечается большое сходство. Некоторые различия наблюдаются в строении лучей: более высокие многорядные лучи имеются у боярышника Максимовича — до 40 клеток, в то время как у боярышника перистонадрезанного — только до 25 клеток.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Воробьев Д. П.* Дикорастущие деревья и кустарники Дальнего Востока. Л.: Наука, 1968.
2. *Джонс В. С.* Древесные породы, их строение и отличительные признаки. М.: Гослестехиздат, 1932.
3. *Гаммерман А. Ф., Никитин А. А., Николаева Т. Л.* Определитель древесины по микроскопическим признакам. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1946.
4. *Туманян С. А.* Анатомическое строение кавказских представителей Pomoideae — сем. Rosaceae.— Труды Бот. ин-та АН АрмССР, 1950, т. 7, с. 69—103.
5. *Вихров В. Е.* Диагностические признаки древесины. М.: Изд-во АН СССР, 1954.
6. *Яценко-Хмелевский А. А.* Древесины Кавказа. Ереван: Изд-во АН АрмССР, 1954, т. 1.
7. *Новрузова З. А.* Сравнительно-анатомическое исследование вторичной ксилемы некоторых видов рода Crataegus L.— Труды Ин-та ботаники АН АзССР, 1964, т. 24, с. 27—35.
8. *Яценко-Хмелевский А. А.* Основы и методы анатомического исследования древесины. М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1954.

Дальневосточный государственный университет
Владивосток

ЦИТОЛОГИЧЕСКОЕ ИЗУЧЕНИЕ ПРЕДСТАВИТЕЛЕЙ РОДА CLEMATIS L.

М. А. Бескаравайная, М. И. Дьякова, Т. П. Сахарова

В Никитском ботаническом саду в настоящее время культивируется несколько видов клематиса различного происхождения из ряда Orientales Prantl (сем. Ranunculaceae).

У трех видов из этого ряда: *C. orientalis* L., *C. tangutica* (Maxim.) Korsh. и *C. serratifolia* Rehd.— соматическое число хромосом равно шестнадцати [1—4]. Мерман, Терман [1] и Шамбулингаппа [3] описали морфологию хромосом этих видов и установили, что пять пар хромосом имеют медианные центромеры, а три пары — субтерминальные и терминальные центромеры. У двух пар акроцентрических хромосом с терминальными центромерами они отметили наличие спутников. Таким образом, изученные ими виды *C. orientalis*, *C. tangutica* и *C. serratifolia* являются диплоидами с $n=x=8$ хромосом.

Настоящее исследование проведено нами в Никитском ботаническом саду и на кафедре генетики Московского государственного университета с целью установления чисел хромосом у растений ряда Orientales Prantl [5], культивируемых в Государственном Никитском ботаническом саду: 1) *C. tangutica* — № 993 (семена получены из Франции), № 1041 (семена получены из Норвегии); 2) *C. glauca* Willd. (из Венгрии); 3) *C. orientalis* — № 983 (из Англии); 4) *C. orientalis* — № 1006 (из Франции), № 416, 937 и 1206 (семена собраны с коллекционных растений Сада); 5) *C. serratifolia* — № 678 (из Венгрии).

Материалом для цитологического исследования служили бутоны разного возраста с изучаемых растений и корешки проростков семян, собранных с растений *C. glauca* и *C. orientalis* (№ 416 и 1006). Бутоны и корешки фиксировали в уксуснокислом спирте (3 : 1) и жидкости Карнуа (6 : 3 : 1). Перед фиксацией корешки обрабатывали 0,05%-ным раствором колхицина в течение 5 час. Окрашивание проводили ацетокармином или реактивом Шиффа по Фёльгену. Приготавливали давленые временные и постоянные препараты. По каждому растению числа хромосом подсчитывали на 20 про-

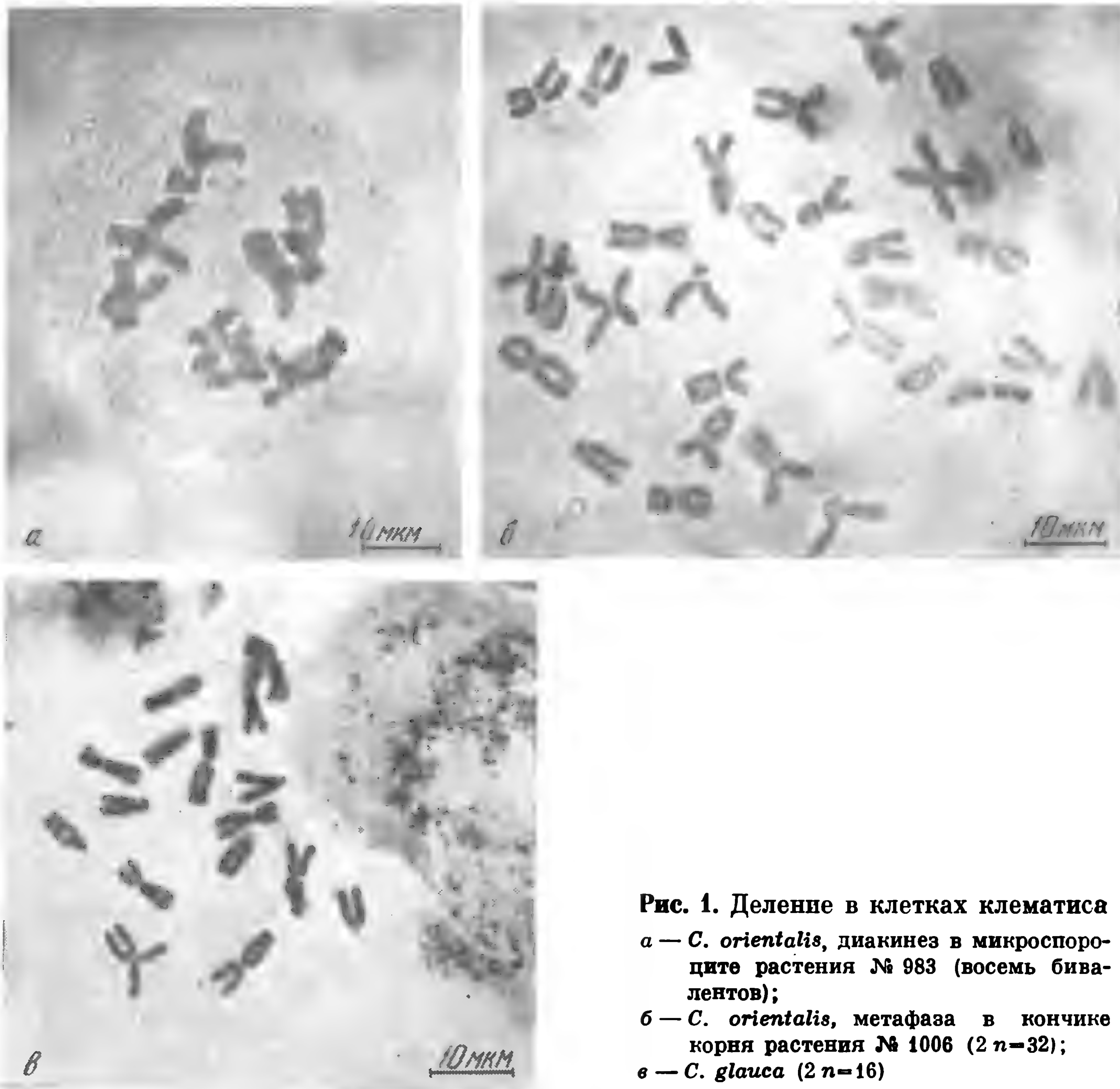


Рис. 1. Деление в клетках клематиса

а — *C. orientalis*, диакинез в микроспороците растения № 983 (восемь бивалентов);

б — *C. orientalis*, метафаза в кончике корня растения № 1006 ($2n=32$);

в — *C. glauca* ($2n=16$)

ростках, не менее чем на 15 метафазных пластинках в каждом. Микрофотографии сделаны с помощью микроскопа МБИ-11 с микрофотонасадкой МФНЭ-1.

В микроспороцитах растений *C. orientalis* (№ 983), *C. tangutica* (№ 993, 1041), *C. serratifolia* и *C. glauca* на стадии диакинеза и метафазы I наблюдалось образование восьми бивалентов (рис. 1, *а*). Метафазные пластинки соматических клеток проростков семян *C. glauca* имели по 16 хромосом. Эти хромосомы можно разделить на две группы: пять пар мета- и субметацентрических хромосом и три пары акроцентрических, различающихся между собой длиной коротких плеч. Две пары акроцентрических хромосом имеют спутники, которые не всегда видны. Изученные растения являются диплоидами с $n=x=8$ (см. рис. 1, *в*).

Метафазные пластинки клеток корневой меристемы проростков семян *C. orientalis* (№ 416 и 1006) имеют по 32 хромосомы (см. рис. 1, *б*). Все хромосомы можно распределить на восемь групп, по четыре в каждой. В первые пять групп входят мета- и субметацентрические хромосомы, в остальные три — акроцентрические. Акроцентрические хромосомы этих групп также различаются между собой длиной коротких плеч, наличием и величиной спутников. Так, первая группа акроцентрических хромосом имеет очень маленькие короткие плечи и крупные спутники. Плечевой индекс их (без спутников), т. е. отношение длинного плеча к короткому, равен 8,5. У акроцентрических хромосом второй группы короткие плечи вдвое длиннее и шире, чем у первых, но их спутники значительно мельче

и чуть видны, плечевой индекс — 4,3. Акроцентрические хромосомы третьей группы имеют самые крупные короткие плечи, плечевой индекс равен 3, и не имеют спутников (рис. 2).

Изучение мейоза у *C. orientalis* (растения № 416, 937, 1006 и 1206) показало, что в микроспороцитах на стадиях диплонемы, диакинеза и метафазы I формируются 16 бивалентов, иногда 15 бивалентов и два унивалента или 14 бивалентов и 4 унивалента. В анафазе (AI и AII) наблюдаются отставшие хромосомы, мостики и фрагменты, что приводит к появлению наряду с нормальными тетрадами пентад, гексад и тетрад с микроядрами.

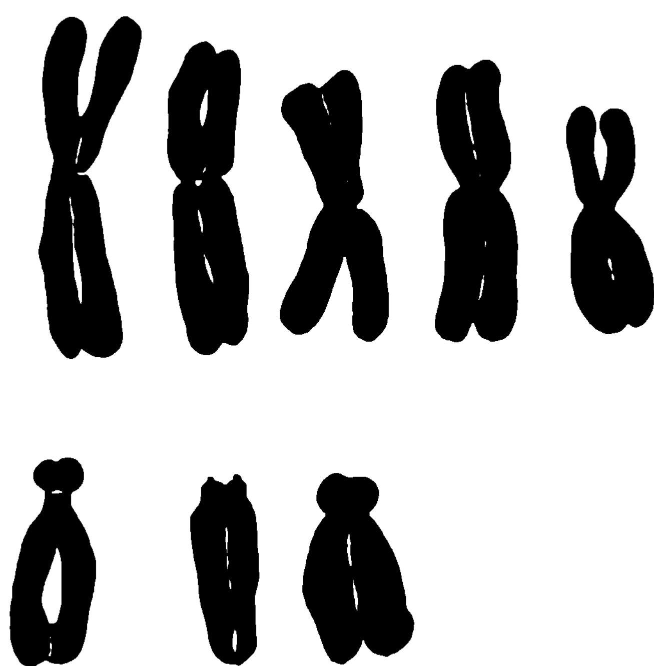


Рис. 2. Восемь типов хромосом основного числа у *C. orientalis* (Увел. 7×20)

В результате образуются пыльцевые зерна разной величины. Все это говорит о том, что исследованные нами формы являются полиплоидами гибридного происхождения с $2n=32$, с основным числом хромосом $x=8$.

Морфологические признаки 32-хромосомных растений (частичная зубчатость края листовой пластинки и одиночные верхушечные или пазушные цветки на простых длинных, более 4 см, цветоносах, как у *C. tangutica*, и лазящий длинный стебель с закручивающимися листовыми черешками, как у *C. orientalis*) привели нас к предположению, что данные формы, очевидно, являются гибридными, и их полиплоидность возникла в результате образования нередуцированных гамет. Это нередко наблюдается у межвидовых гибридов, что отмечалось нами и при изучении гибрида первого поколения от скрещивания *C. heracleifolia* DC. var. *davidiana* Hemsl. × *C. vitalba* L. [6].

О возникновении спонтанных гибридов между *C. orientalis* и *C. tangutica* писал Шамбулингаппа [3], но исследованные им растения были диплоидными ($2n=16$).

Таким образом, растения *C. orientalis* (№ 983, 416, 937, 1006 и 1206), полученные нами из разных мест в качестве представителей чистых видов, различаются между собой как по фенотипу, так и по числу хромосом. Например, *C. orientalis* (№ 983) является, по-видимому, мелколистной, крупноцветковой с утолщенными чашелистиками садовой формой этого вида с диплоидным числом хромосом, равным 16, и его следует выделить как *C. orientalis* L. f. *crassisepala* hort.— клематис восточный, форма толсточашелистиковая.

Растения *C. orientalis* (№ 416, 937, 1006 и 1206) одинаковы по фенотипу и числу хромосом ($2n=32$); их следует отнести к *C.* × *orientalis amphydiploid*.

ВЫВОДЫ

Изучены числа хромосом у растений четырех видов клематиса из ряда Orientales Prantl, культивируемых в Никитском ботаническом саду.

У *C. tangutica* (Maxim.) Korsh. (растения № 993, 1041) $2n = 16$ хромосомам, у *C. glauca* Willd. $2n=16$, у *C. serratifolia* Rehd. (растения № 678) — $2n=16$, у *C. orientalis* L. f. *crassisepala* hort. (№ 983) — $2n=16$ и у *C.* × *orien-*

talis amphydiploid (№ 416, 937, 1006, 1206) — $2n=32$ хромосомам. Полиплоидные формы имеют, по-видимому, гибридное происхождение.

Для *C. glauca* Willd. и *C.×orientalis amphydiploid* число и морфология хромосом изучены нами впервые.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Meurman O., Therman E.* Studies on the chromosome morphology and structural hybridity in the Genus Clematis.— Cytologia, 1939, vol. 10, N 1—2, p. 1—14.
2. *Sobti S., Singh S. D.* A chromosome survey of Indian medicinal plants.— Proc. Indian Acad. Sci. Sect. B, 1961, vol. 54, pt. 1, N 3, p. 138—144.
3. *Shambulingappa K. G.* Cytomorphological studies of *Clematis hatherliensis* (*C. orientalis* × *C. tangutica*).— Caryologia, 1966, vol. 19, N 4, p. 395—401.
4. Хромосомные числа цветковых растений. Л.: Наука, 1969, с. 604—605.
5. *Rehder A.* Manual of cultivated trees and shrubs. Hardy in North America. N. Y.: Macmillan Co., 1949, p. 203—220.
6. *Бескаравайная М. А., Дьякова М. И., Сахарова Т. П.* Цитогенетическое изучение гибридов *Clematis heracleifolia* DC.— В кн.: Тезисы докладов III съезда генетиков и селекционеров Украины. Киев, 1976, ч. 2, с. 7.

Государственный ордена Трудового Красного Знамени
Никитский ботанический сад
Ялта

ЭМБРИОЛОГИЯ ИНДУЦИРОВАННОГО АПОМИКСИСА У FICUS L.

Г. С. Романова

Род Ficus L. (сем. Moraceae Link.) включает виды, у которых в определенных условиях наблюдалось явление апомиксиса [1—9]. У трех видов выявлена склонность к индуцированному апомиксису [4—6]. Наличие апомиксиса у Ficus подтверждено цитоэмбриологическими исследованиями [5, 6]. В связи с селекцией инжира, направленной на получение морозостойких и хозяйственно-ценных форм, установление и изучение типов апомиктичного развития семян у этой культуры представляет практический интерес.

Для наших исследований были взяты инжир (*Ficus carica* L.) и фикус афганистанский (*F. afganistanica* Warb.), имеющие ряд ценных для селекции признаков и обладающие способностью к индуцированному апомиксису [3]. В целях индукции развития семяпочек использовали пыльцу *Lilium candidum* L. и физиологически активные вещества: амид α-нафтилуксусной кислоты (α-НУК) и натриевую соль аденозинтрифосфорной кислоты (АТФ). Контролем служили завязи, развивающиеся от внутри- и межвидового скрещивания. Часть кастрированных цветков развивалась в условиях изоляции без опыления и обработки физиологически активными веществами. Изолированные, опыленные и обработанные завязи фиксировали жидкостями Карнуа, Серра и Шампи с последующим доведением до парафиновых блоков и приготовлением постоянных препаратов, которые окрашивали метилгрюн пиронином (по Унна), гематоксилином (по Гейденгайну) и реактивом Шиффа для реакции Фёльгена.

Семяпочка Ficus крассинуцеллятная, двупокровная, с одноклеточным женским археспорием. В результате мейоза образуется линейная тетрада макропор. Зародышевый мешок развивается по Polygonum-типу из халазально расположенной макроспоры. К началу цветения зародышевые меш-

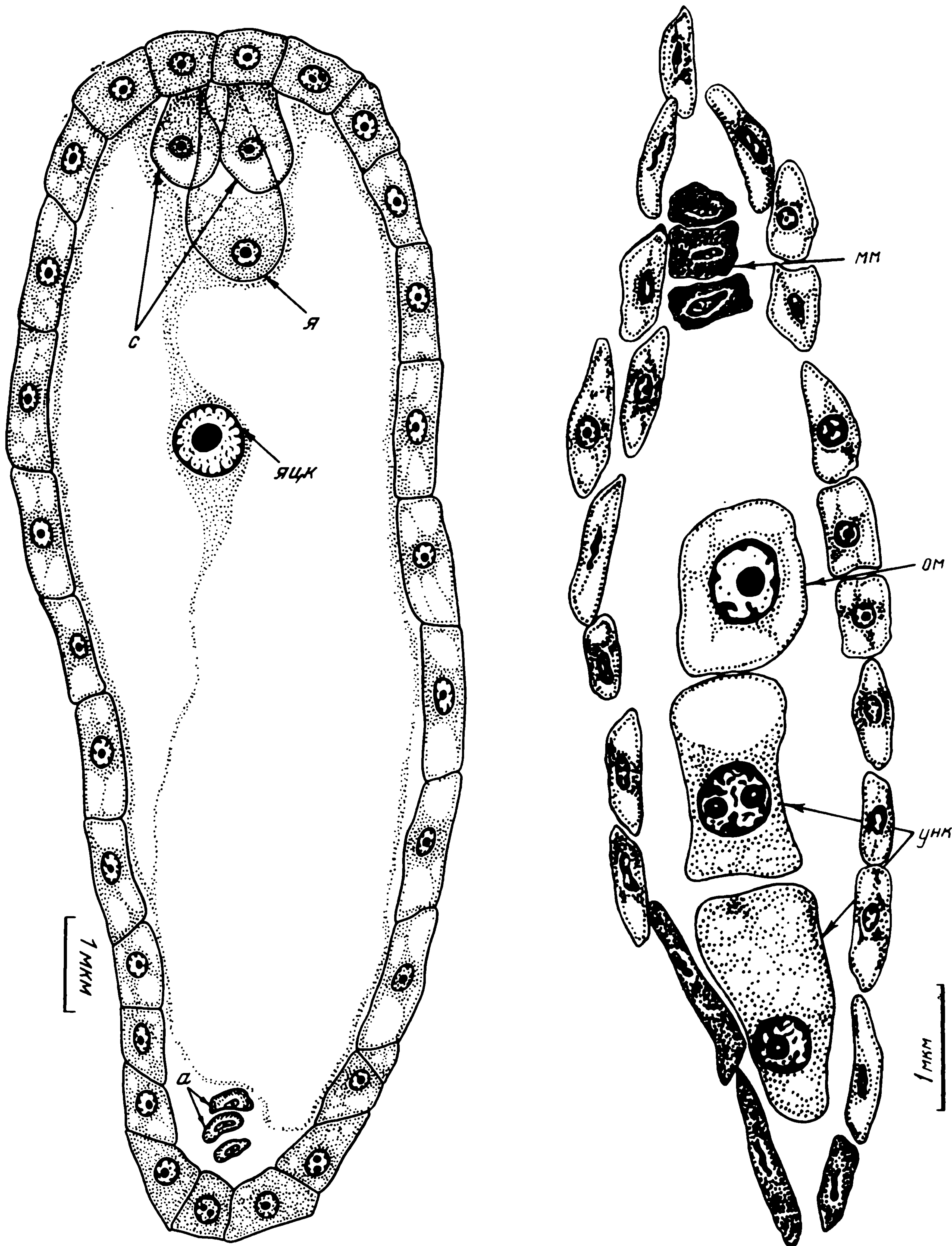


Рис. 1. Функционально зрелый зародышевый мешок Ficus L.

с — синергиды; *я* — яйцеклетка; *яцк* — ядро центральной клетки; *а* — антиподы

Рис. 2. Нарушения в развитии женской генеративной сферы у *F. afganistanica*

мм — мертвые макроспоры; *ом* — отмирающая макроспора; *унк* — увеличившиеся нуцеллярные клетки

ки инжира нормально развиты и функционально готовы к оплодотворению (рис. 1). У триплоидного фикуса афганистанского во многих семяпочках макроспоры гибнут, и на их месте присутствуют необычные клетки нуцеллуса, которые отличаются от остальных более крупными размерами, густой цитоплазмой, а иногда наличием двух ядрышек в ядре (рис. 2). Эти клетки не делятся и со временем лизируют. Темпы развития зародышевых мешков в семяпочках одного соцветия у фикуса афганистанского различны. К моменту цветения только до 30% семяпочек имеют морфологически нормальные зародышевые мешки, в остальных семяпочках содержатся недоразвитые либо аномальные и отмирающие зародышевые мешки.

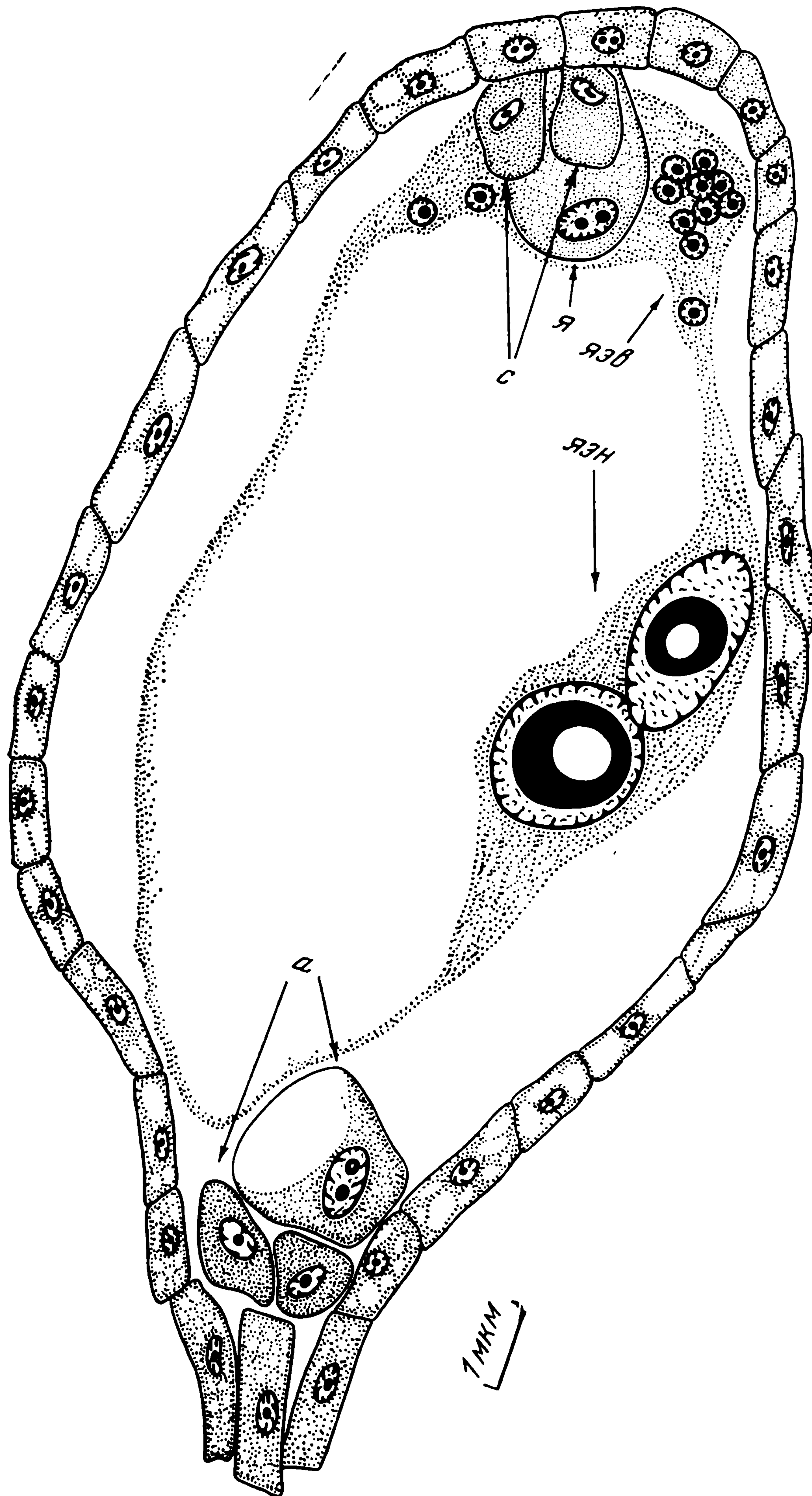


Рис. 3. Зародышевый мешок *F. afganistanica* на 10-е сутки после опыления цветка пыльцой лилии

с — синергиды; *я* — яйцеклетка; *язв* — ядра эндосперма, образовавшиеся от деления верхнего полярного ядра; *язн* — ядра эндосперма, образовавшиеся в результате деления нижнего полярного ядра; *а* — антиподы

При внутривидовом скрещивании в нормальных зародышевых мешках обоих видов Ficus оплодотворение происходит через 27—30 час после опыления. Первые ядра эндосперма образуются через 48 час после опыления, зигота делится на пятые сутки после нанесения пыльцы; на 9—11-е сутки в семяпочках можно видеть 12—18-клеточные зародыши и до 200 ядер эндосперма. К 16—18-м суткам зародыши достигают шаровидной стадии, в них насчитывается до 300—350 клеток. Одновременно с началом дифференциации органов зародыша в эндосперме образуются клетки и усиливает-



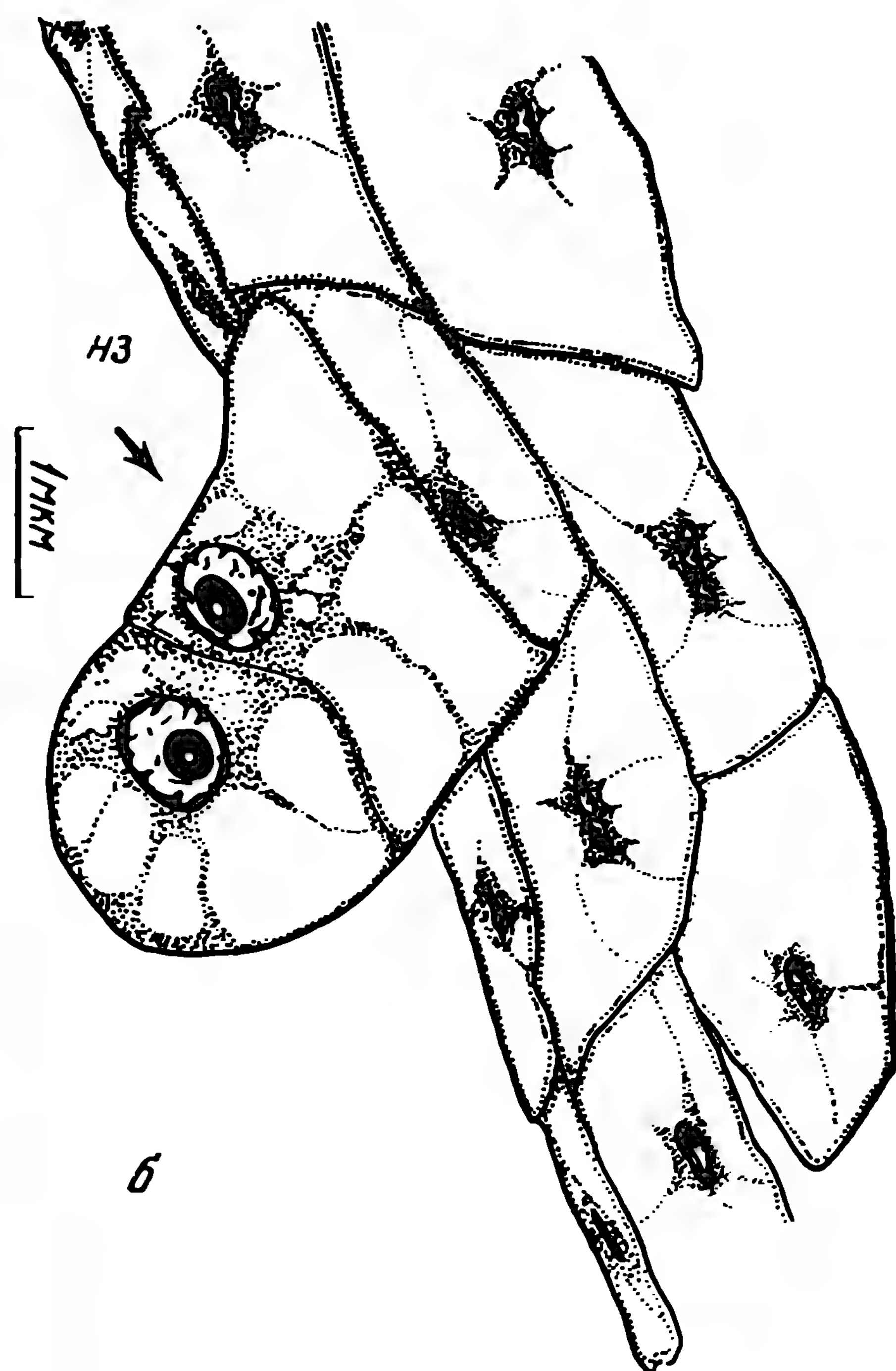


Рис. 4. Семяпочка *F. afganistanica* на 20-е сутки после обработки пестика амидом α-НУК

Клетки зародышевого мешка лизировали. В центральной зоне зародышевого мешка образовался нуцеллярный зародыш (*нз*)
а — общий вид семяпочки (разрез); *б* — нуцеллярный зародыш

ся синтез питательных веществ. Семена инжира созревают через 45—50 дней после опыления. Зародыш в зрелом семени занимает 2/3 его объема, имеет хорошо развитые семядоли, подсемядольное колено, точки роста корешка и побега и окружен крупными клетками эндосперма, оставшегося в небольшом количестве.

При внутри- и межвидовом скрещивании инжира и фикуса афганистанского одновременно с нормальным течением процессов оплодотворения и эмбриогенеза иногда наблюдается увеличение размера клеток и ядер синергид, антипод и нуцеллуса. В синергидах происходили ядерные и клеточные деления, в результате которых образовались зародыши, морфологически близкие зародышам зиготным. Семяпочки с дополнительными зародышами по сравнению с семяпочками, содержащими один зиготный зародыш, развивались медленнее. Увеличившиеся после оплодотворения зародышевого мешка антиподы и клетки нуцеллуса погибают в процессе развития зародыша и эндосперма. В изолированных завязях яйцеклетка и ядро центральной клетки зародышевого мешка длительное время остаются живыми и сохраняют способность к делению, о чем свидетельствуют наблюдавшиеся нами на 11-е сутки изоляции в некоторых зародышевых мешках двух-, трех- и четырехклеточные зародыши и эндосперм, состоящий из нескольких (иногда до 100 и более) ядер. Более поздних стадий развития проследить не удалось, поскольку соцветия в условиях изоляции быстро увядают и осыпаются.

В результате воздействия на цветки Ficus чужеродной пыльцой и физиологически активными веществами, независимо от природы индуцирующего вещества, в семяпочках нормально развиваются покровы семени.

Наряду с этим более чем у 50% семяпочек каждого соцветия инжира и у абсолютного большинства морфологически нормальных семяпочек фикуса афганистанского спустя 10—11 сут. с момента обработки завязей мы наблюдали увеличение размера клеток и ядер зародышевого мешка, образование в ядрах дополнительных ядрышек, а иногда ядерные и клеточные деления. Как видно из рис. 3, на котором представлен зародышевый мешок *F. afganistanica* на 10-е сутки после нанесения на рыльце пыльцы лилии, яйцеклетка и одна из антипод увеличились и в их ядрах имеется по дополнительному ядрышку. Полярные ядра не слились. Верхнее полярное ядро, многократно поделившись, дало начало гаплоидному мелкоядерному эндосперму. Развитие нижнего полярного ядра после одного деления пошло по пути эндополиплоидизации ядер. Подобные картины в зародышевых мешках инжира и фикуса афганистанского, развивающихся в результате воздействия индуцирующими веществами, встречаются довольно часто. Однако нетипичное развитие эндосперма вскоре прекращается; на 15—20-е сутки с момента обработки завязей в зародышевых мешках присутствуют недифференцированные отмирающие зародыши и ядерный эндосперм. При одновременном развитии яйцеклетки и центральной клетки зародышевого мешка формировались нормальные зародыши, окруженные клеточным эндоспермом. У фикуса афганистанского в единичных случаях из нуцеллярных клеток под действием физиологически активных веществ развивались адвентивные зародыши (рис. 4). Появление двух-, трехклеточных нуцеллярных зародышей отмечено спустя 15—20 суток и более с момента обработки завязей. Все обнаруженные нуцеллярные зародыши располагались в нижней части микропилярной области зародышевого мешка в зоне активного лизиса клеток нуцеллуса. В зародышевых мешках, содержащих нуцеллярный зародыш, яйцеклетка и ядро центральной клетки находились в состоянии отмирания. У инжира и особенно у фикуса афганистанского зародышевые мешки обработанных завязей длительное время сохраняют антиподы, которые иногда укрупняются, а иногда размножаются до 5—8 (рис. 5, *а*, *б*). Более поздних стадий развития антипод ни в одном случае не наблюдали.

При чужеродном опылении и воздействии на цветки Ficus физиологически активными веществами у обоих видов наблюдали развитие двух зародышей в одном зародышевом мешке: одного из яйцеклетки, второго — из синергиды (см. рис. 5, *в*). В таких зародышевых мешках эндосперм, как правило, отсутствовал или был представлен небольшим числом ядер и зародыши уже на ранних этапах эмбриогенеза имели признаки отмирания.

Сеянцы из семян, развивавшихся апомиктически, оказались диплоидными у инжира и ди- и тетраплоидными у фикуса афганистанского [4]. Диплоидное число хромосом обнаружено в яйцеклетке инжира, ядро которой находилось в состоянии митоза на 11-е сутки после нанесения чужеродной пыльцы на рыльце. Подобные факты свидетельствуют о том, что у Ficus имеет место диплоидный партеногенез.

Апомиктичные зародыши развиваются из геплоидных яйцеклеток, в которых происходит удвоение числа хромосом через эндомитоз.

Следует отметить различный эффект действия чужеродной пыльцы, АТФ и амида α-НУК на развитие клеток зародышевого мешка и нуцеллуса у видов Ficus. У инжира при обработке завязей в соплодии развивалось до 10—12% полноценных семян. Для фикуса афганистанского эффективным индуцирующим веществом оказался амид α-НУК. Количество полноценных семян от числа развивающихся в соплодии семяпочек после обработки завязей у этого вида составило 3%. Под воздействием чужеродной пыльцы в основной массе семяпочек обоих видов развитие клеток зародышевого мешка прекращалось после нескольких делений. Очевидно, стимулирующее влияние содержимого пыльцевых зерен *L. candidum* на развитие клеток зародышевого мешка Ficus менее глубокое и продолжительное, чем

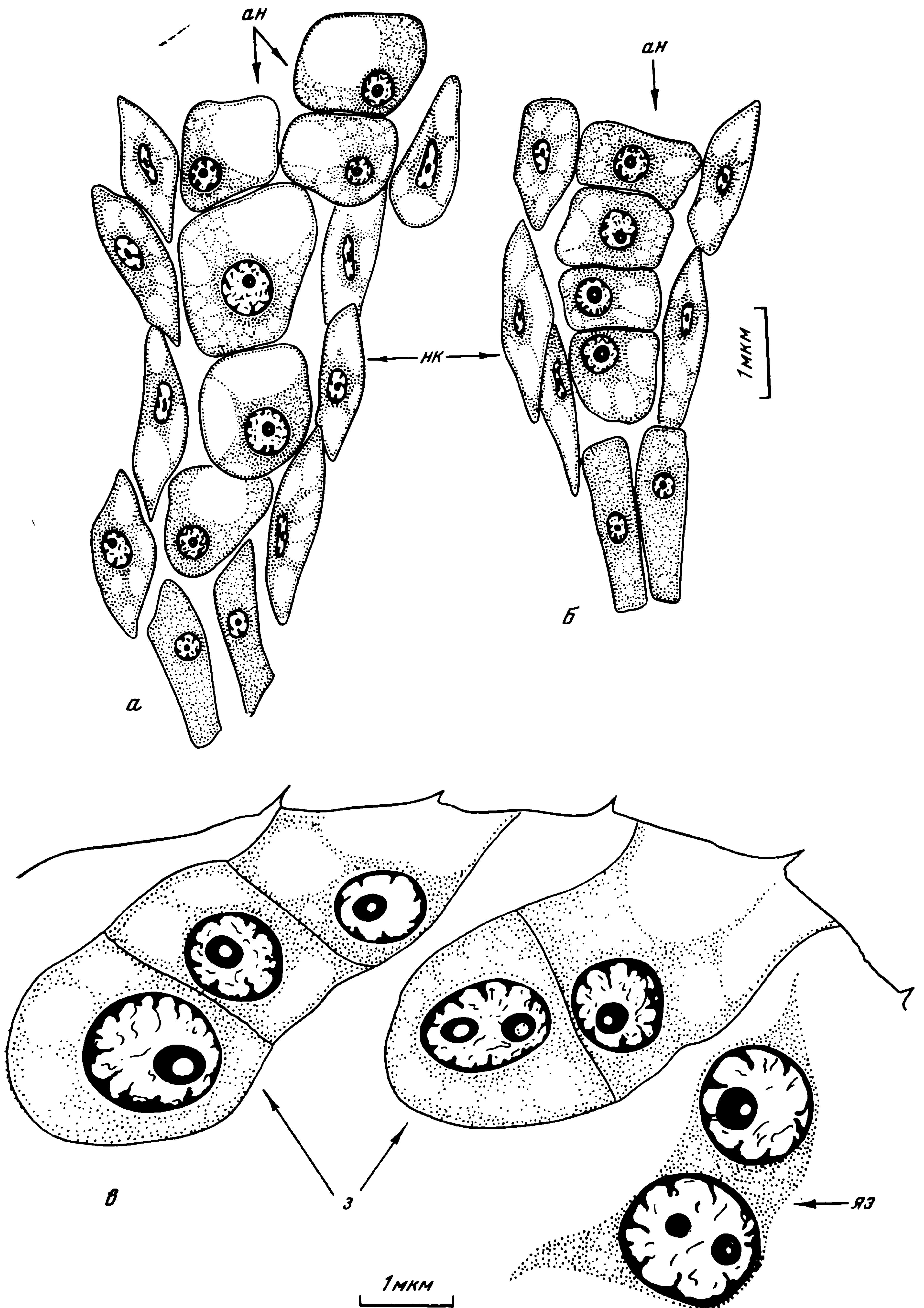


Рис. 5. Халазальная часть зародышевых мешков *F. afganistanica*

а — на 10-е; *б* — на 14-е сутки после нанесения на рыльце пыльцы лилии, *ан* — антиподы, *нк* — нуцеллярные клетки; *в* — зародыши (*з*), развивавшиеся из элементов яйцевого аппарата на 7-е сутки после обработки пестика АТФ; *яэ* — ядро эндосперма

воздействие амида α-НУК и АТФ. Массовое осыпание соцветий после нанесения чужеродной пыльцы происходило на 15—17-е сутки.

ВЫВОДЫ

Инжир и фикус афганистанский наряду с нормальным половым размножением характеризуются способностью к апомиктичному развитию семян. В условиях изоляции цветков возможно автономное развитие клеток зародышевого мешка, которое прекращается на ранних стадиях эмбриогенеза в связи с увяданием соцветия.

При обычном внутривидовом опылении и при межвидовых скрещиваниях отмечено явление полиэмбрионии. Дополнительные зародыши развиваются из клеток яйцевого аппарата.

При чужеродном опылении и воздействии на завязи Ficus физиологически активными веществами у обоих видов происходит индукция развития клеток зародышевого мешка и нуцеллуса. Наиболее характерным типом индуцированного апомиксиса является диплоидный партеногенез. Значительно реже зародыш развивается из синергиды. У фикуса афганистанского отмечены единичные случаи развития адвентивных зародышей из клеток нуцеллуса.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Хохлов С. С.* Эволюционно-генетические проблемы апомиксиса у покрытосеменных растений.— В кн.: Апомиксис и селекция. М.: Наука, 1970, с. 7—20.
2. *Condit I.* The structure and development of flowers in Ficus carica L.— Hilgardia, 1932, vol. 6, N 14, p. 443—481.
3. *Schürhoff P. H.* Die Zytologie der Blutenpflanzen. Stuttgart, 1926, p. 5—17.
4. *Арендт Н. К.* Использование метода чужеродного опыления в селекции инжира.— В кн.: Отдаленная гибридизация растений. М.: Изд-во АН СССР, 1960, с. 106—112.
5. *Арендт Н. К.* Влияние химических стимуляторов на образование плодов и семян у инжира.— Труды ГНБС, 1960, т. 32, с. 43—48.
6. *Арендт Н. К.* Изменчивость апомиктичных сеянцев некоторых видов фикуса.— В кн.: Апомиксис и селекция. М.: Наука, с. 55—65.
7. *Замотайлов С. С.* Эмбриология инжира при разпых варпантах опыления.— Изв. АН СССР. Сер. биол., 1955, вып. 2, с. 103—121.
8. *Здруйковская-Рихтер А. И.* Культивирование апомиктичных зародышей in vitro.— В кн.: Апомиксис и селекция. М.: Наука, 1970, с. 165—170.
9. *Арендт Н. К.* Использование апомиксиса в селекции инжира.— Труды ГНБС, 1969, т. 40, с. 95—120.

**Государственный ордена Трудового Красного Знамени
Никитский ботанический сад
Ялта**

РАЗВИТИЕ ЖЕНСКИХ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ СТРУКТУР, ЭНДОСПЕРМА И ЗАРОДЫША У СВЕРБИГИ ВОСТОЧНОЙ

Г. Б. Родионова

Свербига восточная — *Bunias orientalis* L. в отличие от большинства крестоцветных (Cruciferae Juss.), имеющих многосеменные, вскрывающиеся плоды (стручки и стручочки), характеризуется невскрывающимся, орешковидным стручочком. Несмотря на то, что вид этот довольно обычен во флоре СССР и встречается по лугам, залежам, как сорное на полях, эмбриология его не исследовалась. Вместе с тем данные по эмбриологиче-

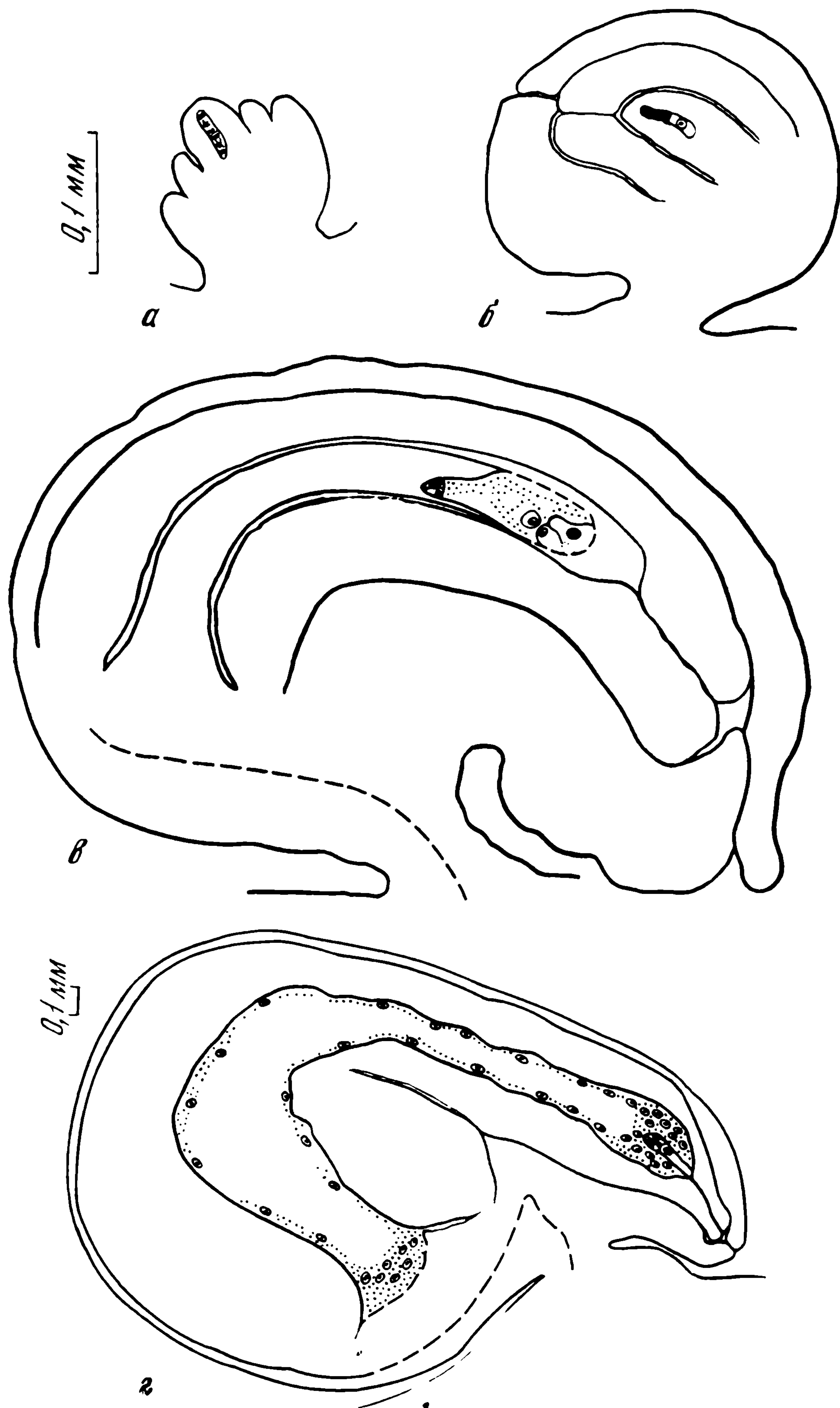


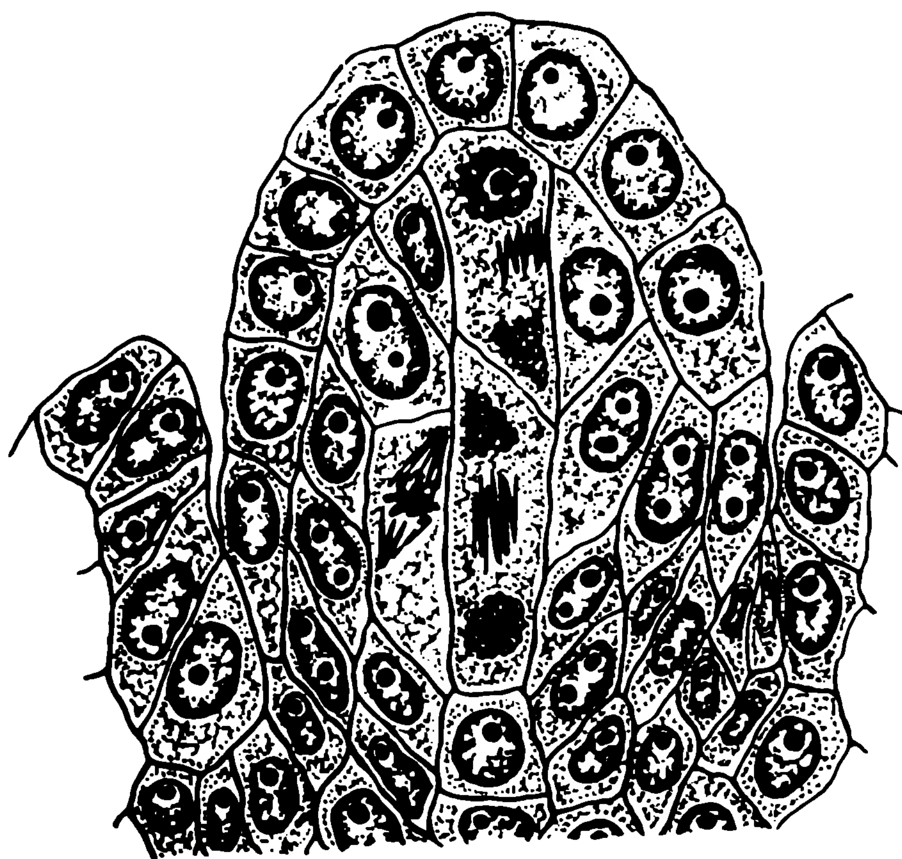
Рис. 1. Развитие семяпочки свербиги

скому развитию свербиги представляют определенный интерес в плане изучения сравнительной эмбриологии крестоцветных, одного из самых однородных и естественных семейств системы покрытосеменных растений.

Материал собирали в естественных местообитаниях и обрабатывали по общепринятой цитологической методике.

Развитие семяпочек, зародышевого мешка и оплодотворение. В завязи свербиги закладываются две семяпочки, по одной в каждом из гнезд, расположенных друг над другом. Окончательного развития достигает только одна, обычно нижняя семяпочка, обращенная к вершине завязи, т. е. эпитропная.

Развитие семяпочки происходит в общих чертах подобно тому, как это описано для Biscutella [1] и Hesperis [2]. Интегументы возникают у основания нуцеллуса и ко времени развития тетрады макроспор достигают его вершины (рис. 1, *а—б*). Покровы семяпочки более мощные, чем у Hesperis, особенно сильно они развиты в микропилярной области (рис. 1, *в*). Наружный интегумент с дорзальной стороны семяпочки возникает как двух-трехслойное образование и таким остается до конца развития. Своеобразным является значительное развитие наружного интегумента еще до



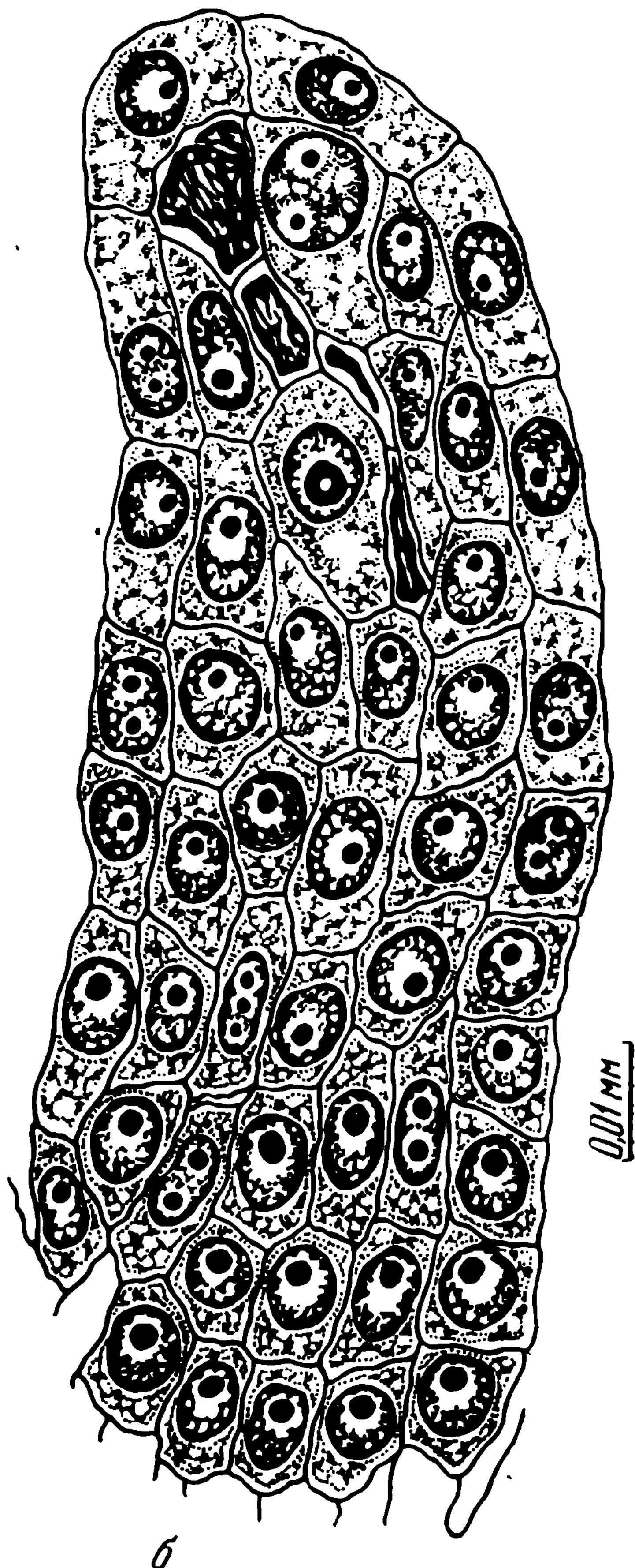


Рис. 2. Макроспорогенез

а — продольный разрез нуцеллуса перед образованием тетрад: телофаза второго деления мейоза в клетках диады;
б — нуцеллус к началу развития женского гаметофита

оплодотворения с вентральной стороны семяпочки, что не наблюдалось у других исследованных видов (рис. 1, *б—в*) [1—4].

Внутренний интегумент вначале двух-трехслойный, ко времени созревания зародышевого мешка становится пяти-шестислойным и достигает наиболее мощного развития после оплодотворения, превращаясь в 15—20-слойное образование. Внутренний эпидермис внутреннего интегумента преобразуется в интегументальный тапетум.

Оформившийся нуцеллус на продольно-осевом разрезе состоит из четырех-пяти правильно ориентированных вертикальных клеточных рядов, покрытых однорядным эпидермисом (рис. 2, *а*). С развитием семяпочки в процессе макроспорогенеза нуцеллус разрастается главным образом в длину, тогда как число клеточных слоев на продольно-осевом разрезе остается тем же (рис. 2, *б*). При этом, как и у всех крестоцветных [1—4], нуцеллус изгибается, что связано с ранним изгибом фуникулюса под халазой и общим поворотом тела семяпочки.

Изгиб нуцеллуса становится заметным к началу развития женского гаметофита (рис. 2, *б*), и с этого же времени начинается разрушение нуцеллуса в его апикальной части. Так, четырехъядерный зародышевый мешок окружен лишь остатками ткани апикальной части нуцеллуса, но эпидермис еще не поврежден. На стадии зрелого зародышевого мешка апикальная часть нуцеллуса вытеснена полностью, зародышевый мешок в области яйцевого аппарата граничит с внутренним покровом, а по бокам его идет разрушение эпидермиса нуцеллуса.

Ко времени окончательной дифференцировки элементов зародышевого мешка у свербиги формируется анакампилотропная семяпочка с довольно

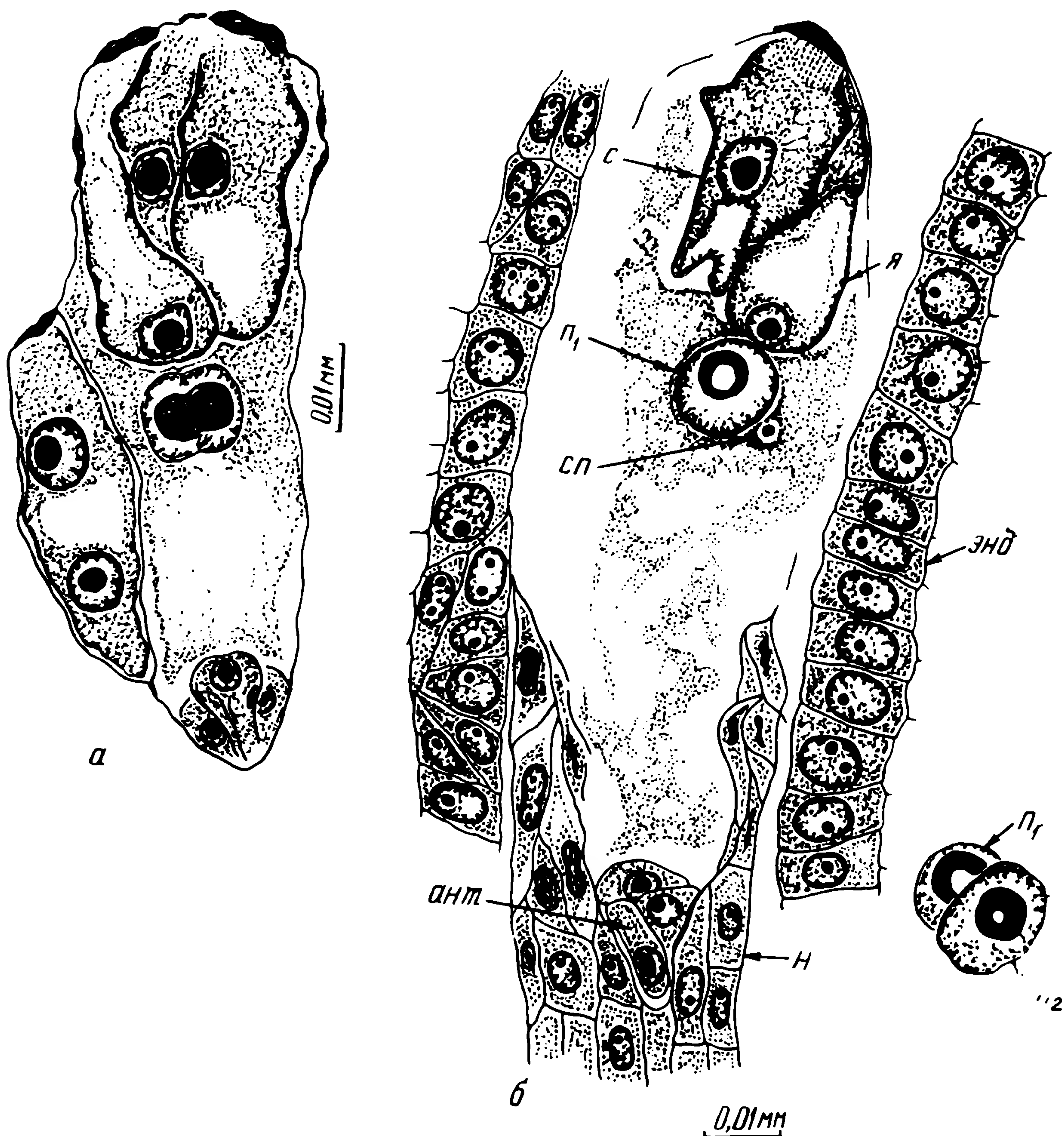


Рис. 3. Зародышевый мешок свербиги

а — два зародышевых мешка, развивающихся в одном нуцеллусе; *б* — зародышевый мешок во время оплодотворения; *я* — яйцеклетка; *с* — разрушенная синергида; n_1, n_2 — полярные ядра; *сп* — спермий; *энд* — эндотелий; *ант* — антиподы, *н* — часть остатка нуцеллуса

длинным изогнутым нуцеллусом, разрушенным примерно на 1/3 своей длины и с хорошо развитыми интегументами (см. рис. 1, *в*). Сосудистый пучок проходит через всю халазу. Микропиле сложное, как у всех изученных крестоцветных [1—4].

Быстрое разрушение остальной части нуцеллуса происходит после оплодотворения, с началом развития эндосперма. Ко времени образования двухчетырехклеточного зародыша нуцеллус разрушается нацело (см. рис. 1, *г*).

У свербиги не наблюдалось формирования такого шишкообразного выроста из основания нуцеллуса, замыкающего халазальный конец зародышевого мешка, как у вечерницы. Нуцеллус свербиги разрушается до самого основания уже к начальным стадиям развития зародыша. После оплодотворения происходит окончательное изгибание семяпочки свербиги, и семяпочка становится анаамфитропной (см. рис. 1, *г*).

Спорогенная клетка выделяется ко времени обозначения валиков интегументов. Она располагается субэпидермально в центральном клеточном ряду. В пыльниках в это время существуют одноядерные микроспоры, начинающие прорастать. Изредка может дифференцироваться также субэпидермально второй макроспороцит в соседнем (с центральным) клеточном ряду. Кроющих клеток не наблюдалось.

При наличии в нуцеллусе двух материнских клеток макроспор одна, чаще в центральном ряду, опережает в своем развитии вторую. Оконча-

тельного развития достигает лишь один зародышевый мешок. Отмечен случай развития двух зародышевых мешков: восьмиядерного, окончательно дифференцированного, и двухъядерного (рис. 3, *а*). Однако чаще в нуцеллусе свербиги наблюдался лишь один макроспороцит.

Мейотическое деление протекает нормально, и ко времени образования двухклеточной пыльцы в нуцеллусе формируется тетрада макроспор линейного или Т-образного типа (см. рис. 2, *б*). Иногда после первого деления мейоза перегородка между клетками диады закладывается косо (см. рис. 2, *а*), что в дальнейшем приводит к возникновению тетрады типа, переходного к изобилатеральному.

Зародышевый мешок развивается из халазальной макроспоры (см. рис. 2, *б*) по Polygonum-типу.

В окончательно сформировавшемся зародышевом мешке яйцевый аппарат устроен нормально (см. рис. 3, *а*). Синергиды имеют небольшой зубовидный вырост и слабо различимый нитчатый аппарат; после оплодотворения они быстро разрушаются. Полярные ядра сливаются в верхней части зародышевого мешка вблизи от яйцевого аппарата.

Антиподы небольшие, в числе трех: две из них прикрепляются у основания зародышевого мешка, а третья — чуть выше. Антиподы разрушаются после оплодотворения с началом развития эндосперма.

При оплодотворении пыльцевая трубка попадает в зародышевый мешок через микропиле. После вскрытия пыльцевой трубки вегетативное ядро в зародышевом мешке не обнаруживается. Возможно, оно дегенерирует еще в пыльцевой трубке. Наблюдался хорошо различимый светлый ореол цитоплазмы вокруг ядер спермиев. На рис. 3, *б* представлен зародышевый мешок во время оплодотворения. Полярные ядра еще не слились, а только сближены, и спермий подошел к одному из них. Одна из синергид разрушена, вероятно, при вхождении пыльцевой трубки. Второй спермий не попал в плоскость изображаемого среза.

Зародышевый мешок по бокам окружен интегументальным тапетумом и лишь своим антиподальным концом граничит с остатками нуцеллуса; полость его несколько увеличивается ко времени оплодотворения.

Развитие эндосперма и зародыша. После оплодотворения первичное ядро эндосперма делится немедленно, и все развитие нуклеарного эндосперма происходит так же, как у вечерницы [2], редиса [5] и других крестоцветных.

В амфитропной семяпочке, сформировавшейся после оплодотворения, ядерный эндосперм в виде тонкой пленки выстилает полость зародышевого мешка, скапливаясь в халазальном и микропилярном концах (см. рис. 1, *г*). Клеткообразование в эндосперме начинается на периферии микропилярной части перед появлением бугорков семядолей. Морфология халазального и микропилярного скоплений ядерного эндосперма, а также гистология клеточного эндосперма подобны тому, как это было описано нами ранее для вечерницы. В процессе развития зародыша эндосперм вытесняется весь, кроме одного-двух его периферических слоев.

Зигота после оплодотворения долгое время растет не делясь, но значительно изменяя свою форму. Ко времени первого деления она имеет вид длинной, сильно вакуолизированной трубки с ядром в апикальном конце, более короткой и толстой, чем у вечерницы. В эндосперме в это время насчитывается много десятков ядер.

Первое поперечное деление делит зиготу на меньшую апикальную клетку ca и длинную базальную cb. Все развитие зародыша свербиги идет в полном соответствии с типом-Onagrad (вариация Capsella) [6—7]. Второе деление происходит в базальной клетке также с заложением поперечной стенки. Далее следует вертикальное разделение ca, что приводит к образованию Т-образной тетрады, затем — стадии квадрантов и октантов, параллельно идут трансверсальные деления в базальном ярусе. На стадии квадрантов подвесок состоит из четырех клеток (рис. 4, *а*).

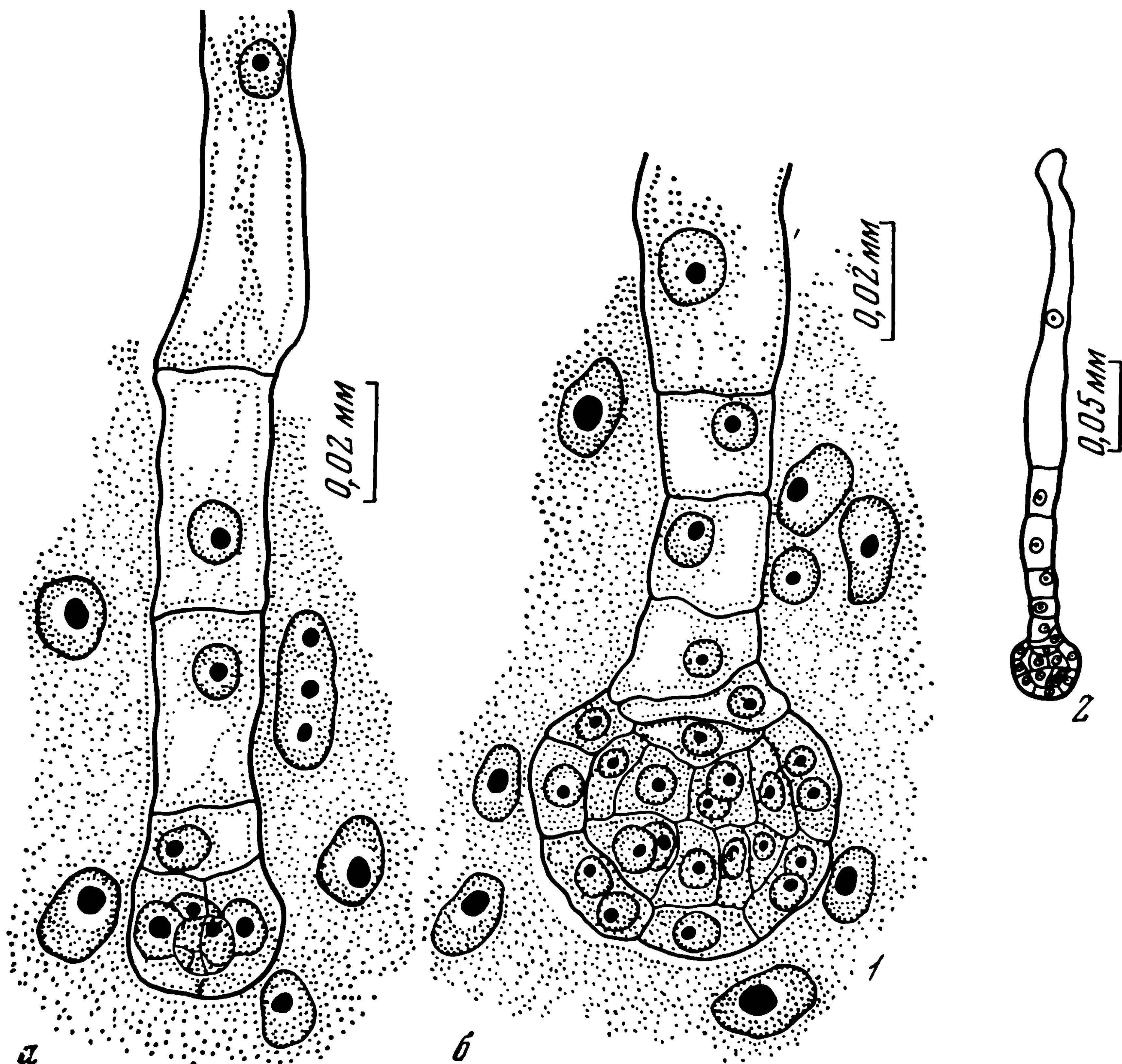


Рис. 4. Развитие зародыша

а — зародыш на стадии квадрантов, вокруг видны ядра микропилярного скопления эндосперма; *б* — многоклеточный зародыш, погруженный в микропилярное скопление эндосперма, гипофизарная клетка разделилась на две (*1*); *2* — общий вид того же зародыша

Появление гипофизарной клетки происходит ко времени отделения инициалей дерматогена; подвесок в это время состоит из пяти-шести клеток. Вслед за этим идет поперечное разделение гипофизарной клетки (рис. 4, *б*, *1*, *2*) и дальнейшее ее расчленение, как у Capsella. Окончательное расчленение тела зародыша происходит по типу, общему для всех крестоцветных [6—7].

Во взрослом семени свербиги семядоли закручены спирально, поэтому поперечный разрез пересекает их дважды, корешок соприкасается не с краем, а со спинкой одной из семядолей, т. е. зародыш свербиги спинкокорешковый, свернутый улиткообразно.

Таким образом, для эмбриологического развития свербиги, представителя трибы Euclidieae [8], характерны все основные признаки крестоцветных: двупокровная анакампилотропная семяпочка, формирующаяся ко времени окончания дифференцировки зародышевого мешка, нуклеарный эндосперм, эмбриогенез по типу-Onagrad (вариация Capsella). Кроющие клетки не развиваются, макроспороцит чаще один. Сходство по основным признакам с другими представителями крестоцветных подтверждает однородность обсуждаемого семейства.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Bocquet G.* The campylotropous ovule.— Phytomorphology, 1959, vol. 9, N 3, p. 222—227.
2. *Родионова Г. Б.* Эмбриологическое исследование *Hesperis steveniana* DC.— В кн.: Морфология цветковых растений. М.: Наука, 1971, с. 34—54.
3. *Родионова Г. Б.* Эмбриология *Lunaria annua* L.— Вестн. МГУ. Сер. 6, 1971, № 4, с. 59—64.
4. *Родионова Г. Б.* Эмбриологическое развитие *Erysimum pannonicum* Crantz.— Вестн. МГУ. Сер. 6, 1971, № 5, с. 52—57.
5. *Иоффе М. Д.* Развитие зародыша и эндосперма у пшеницы, конских бобов и редиса.— Труды бот. ин-та АН СССР. Сер. 7, 1957, вып. 4, с. 211—269.
6. *Johansen D. A.* Plant embryology. Waltham, Mass., 1950.
7. *Lebègue A., Sarrazin P.* Les modalités du développement embryonnaire chez quelques Crucifères.— Bull. Soc. bot. France, 1957, t. 104, N 7-8, s. 466—472.
8. *Engler A., Prantl K.* Die naturlichen pflanzenfamilien. 2. Aufl. Leipzig, 1936, Bd. 17b.

Московский областной педагогический
институт им. Н. К. Крупской

О ХАРАКТЕРЕ ТЕЧЕНИЯ ЭМБРИОНАЛЬНЫХ ПРОЦЕССОВ ПРИ ГИБРИДИЗАЦИИ ТЕТРАПЛОИДНОЙ РЖИ С ПЫРЕЕМ СИЗЫМ

П. О. Драгневич

В отделе отдаленной гибридизации ГБС АН СССР под руководством академика Н. В. Цицина ведутся работы по гибридизации ржи с пыреем с целью получения высококлейковинных форм ржи. С пыреем скрещивается диплоидная и тетраплоидная рожь, которая используется в качестве материнского растения. Гибриды F_1 от скрещивания диплоидной ржи с пыреем стерильны. Методом колхицинирования из них получают частично плодовитые амфидиплоиды. Комбинация тетраплоидная рожь×пырей сизый, гибриды от которой впервые были получены в отделе отдаленной гибридизации, имеет некоторые преимущества по сравнению со скрещиванием пырея с диплоидной рожью. Эти преимущества заключаются в том, что получаемые гибриды частично фертильны (фертильность пыльцы 45%) и могут быть непосредственно использованы в дальнейших скрещиваниях с тетраплоидной рожью. Кроме того, в них сильнее, чем от скрещивания пырея с диплоидной рожью, проявляются ржаные признаки. Однако процент гибридных зерновок, завязывающихся в данной комбинации, значительно ниже, чем в комбинации с диплоидной рожью. Обычно он не превышает 0,06% и лишь в 1963 г. достигал 0,5%, в то время как от скрещивания с диплоидной рожью завязывается 10—14% гибридных зерен [1].

В связи с изложенным представляет интерес установить с помощью эмбриологических методов причины, определяющие низкий процент удачи при скрещивании тетраплоидной ржи с пыреем сизым.

В наших опытах озимую тетраплоидную рожь 'Старт' и многолетнюю тетраплоидную рожь ($2n=28$) опыляли пыльцой пырея сизого *Agropyron glaucum* ($2n=42$). В качестве контроля использовали рожь 'Старт' и многолетнюю тетраплоидную рожь, опыленные пыльцой растений своего сорта. Кастрацию и изоляцию колосьев ржи производили за 4—5 дней до цветения. Для опыления брали свежесобранную пыльцу.

Опыленные пестики фиксировали по Карнуа (6 : 3 : 1) и Навашину (10 : 4 : 1) темпорально: через 5, 10, 20, 30, 45 мин, 1, 2, 4, 6, 10, 12 ч и 1, 2, 3, 4, 5, 6, 7, 8, 10, 12, 15, 17, 21 сут после опыления.

Прорастание пыльцы на рыльцах изучали на временных препаратах, окрашенных ацетокармином и хлоралгидратом с йодом. Фертильность

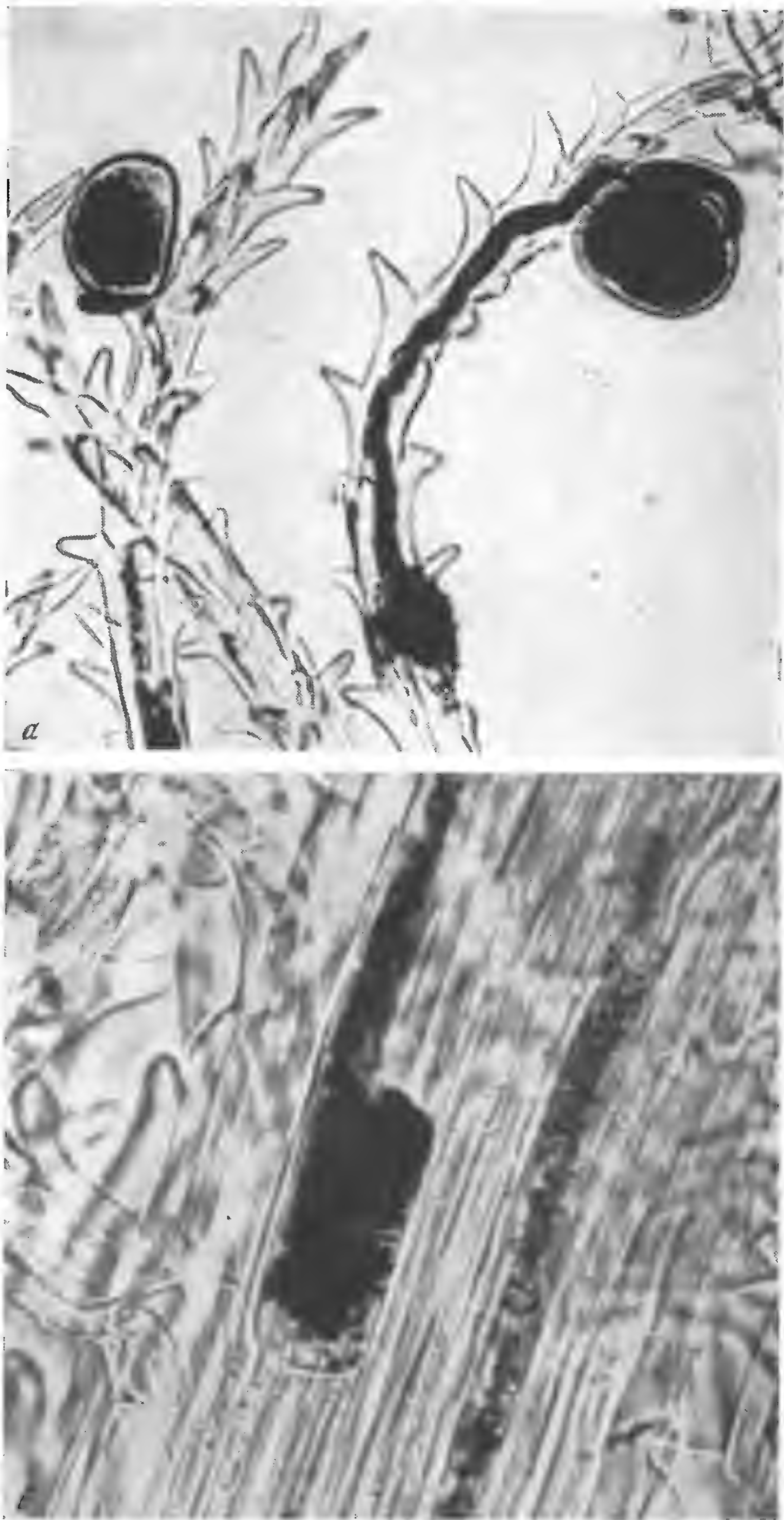


Рис. 1. Пыльцевые трубки пырея сизого на рыльце тетраплоидной ржи

Разрыв (*а*) и вздутие (*б*) кончика пыльцевой трубки; внизу справа — нормальная пыльцевая трубка

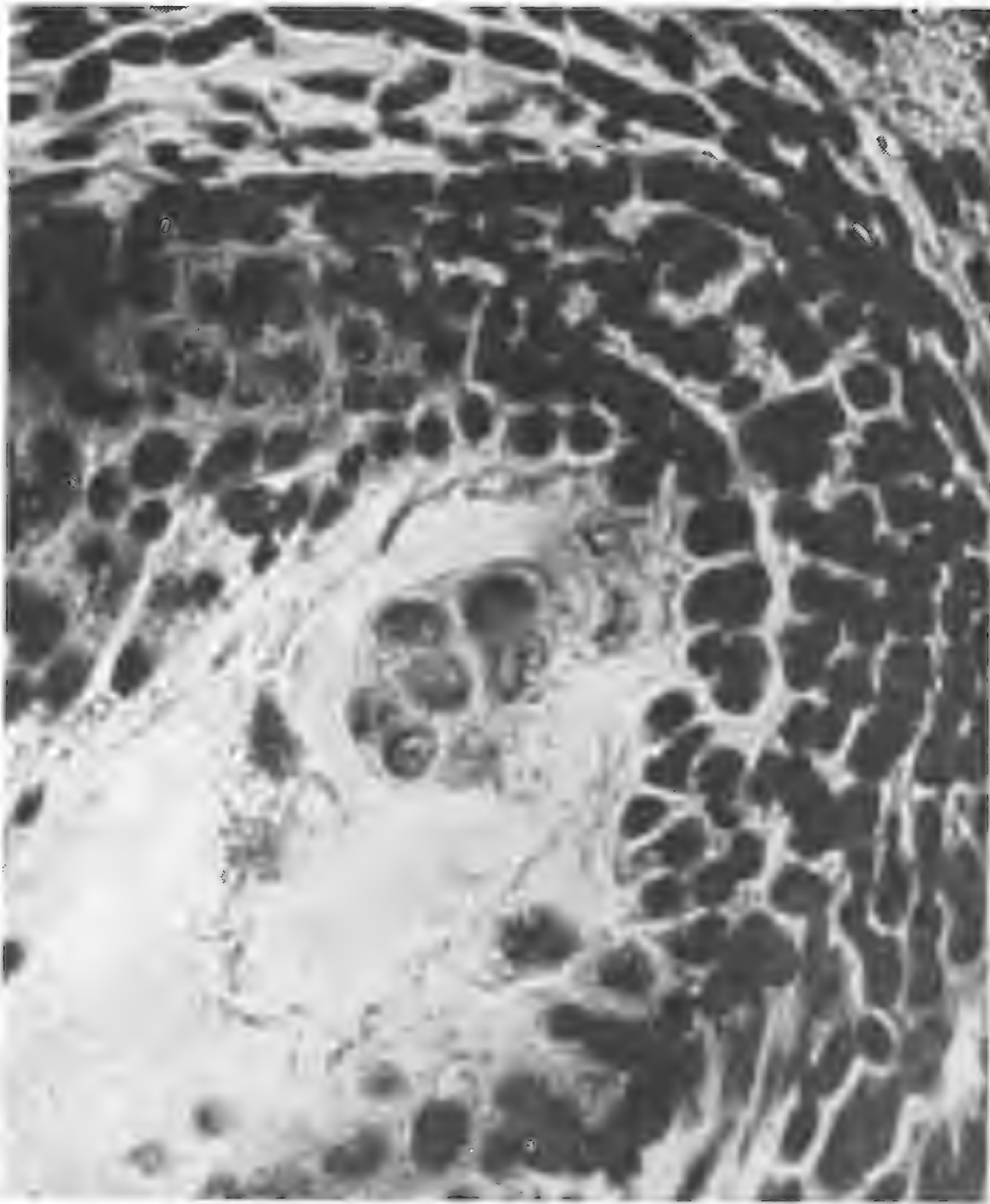


Рис. 2. Продольный разрез семяпочки тетраплоидной ржи через трое суток после опыления пыреем сизым

Виден грушевидный зародыш

пыльцы характеризовалась процентом пыльцевых зерен, окрасившихся ацетокармином или реактивом Люголя.

Для исследования эмбрио- и эндоспермогенеза изготовляли постоянные микротомные препараты. Толщина срезов 15—18 мкм, препараты окрашивали по Фельгену с подкраской метилгрюном и генциановым фиолетовым с подкраской оранжем. Микрофотографии выполнены с помощью микроскопа Ампливал с фотонасадкой на пленке Микрат-200.

Исследован материал, полученный летом 1977 и 1978 гг. Было установлено, что прорастание пыльцы пырея на рыльцах ржи начинается через такой же промежуток времени после нанесения, что и в контроле. Через 5 мин примерно у 28% пыльцевых зерен из ростковых отверстий выпячивается цитоплазма и образуются короткие пыльцевые трубки. Определение фертильности пыльцы пырея показало, что она достаточно высока и колеблется от 89,9 до 95,7%. Через 10 мин после опыления уже наблюдаются нарушения роста пыльцевых трубок, выражающиеся в образовании вздутий, разрывов, повороте их на 180° (рис. 1). Однако нарушения затрагивают не все трубки, и некоторые из них достигают зародышевых мешков. Оплодотворения наблюдать не удалось, однако первое деление первичного ядра эндосперма мы видели через 24 ч после опыления. Зигота в это время еще находилась в состоянии покоя. В контроле через этот же промежуток времени наблюдалось до 12 ядер эндосперма. Зигота находилась в состоянии покоя либо в процессе деления, в некоторых случаях успевал образоваться двухклеточный зародыш.

Через двое суток после опыления в комбинации тетраплоидная рожь × пырей сизый образуется зародыш (обычно двухклеточный) и от

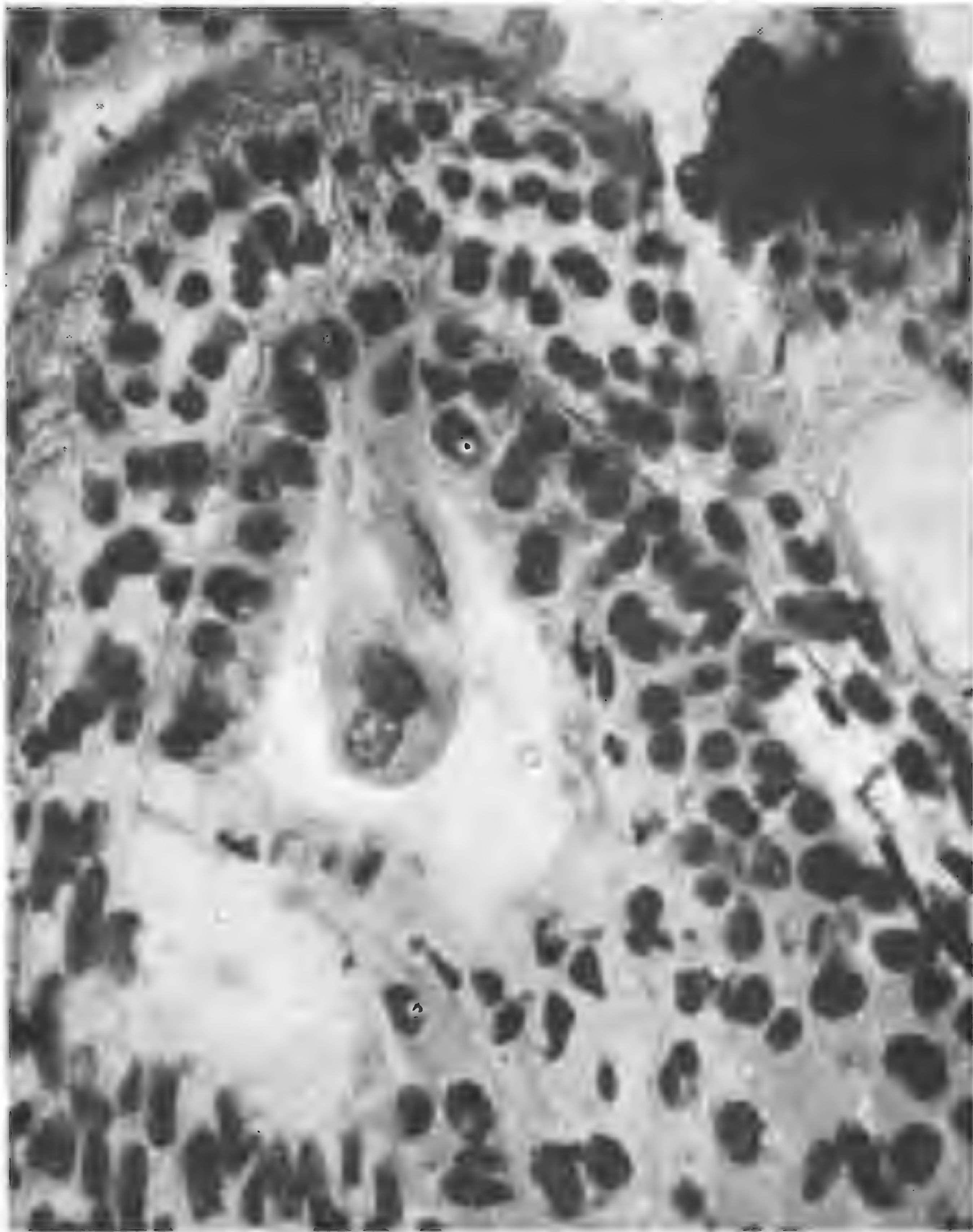


Рис. 3. Продольный срез семяпочки тетраплоидной ржи через четверо суток после опыления пыльцой своего сорта

В зародышевом мешке — двуклеточный зародыш

четырех до восьми ядер эндосперма. В контроле зародыш был такой же величины, но ядер эндосперма насчитывалось значительно больше (20 и более). Как в опыте, так и в контроле, антиподы начинали дегенерировать.

Через 3—4 сут после опыления гибридный зародыш содержал до восьми клеток. Ядра эндосперма располагались постенным слоем, и в микропилярной части зародышевого мешка происходило образование клеток эндосперма (рис. 2). На некоторых препаратах наблюдали лизис эндосперма вблизи зародыша. В контрольном скрещивании была сходная картина, но зародыш находился на четырехклеточной стадии, т. е. его развитие несколько отставало (рис. 3).

На 5—6-е сут после опыления начиналась постепенная дегенерация эндосперма: разрушалась оболочка ядер, нарушалось образование клеток. Нормальный грушевидный зародыш в это время, как и в контроле, имел около 16 клеток. В некоторых случаях мы наблюдали также дегенерацию зародыша, что происходило в контроле и в опыте.

На 7-е сут дегенерирующий эндосперм скапливается в виде бесструктурной массы в центре зародышевого мешка, а на 8-е сут почти полностью разрушается. В контроле эндосперм к этому времени в основном клеточный, в нем начинается образование алейронового слоя и отложение пластидного крахмала. В контроле и в опыте антиподы к этому времени дегенерируют полностью.

На 10—11-е сут гибридный зародыш еще продолжает расти, по-видимому, за счет питательных веществ покровных тканей, но не дифференцируется. В контроле начинается дифференцировка зародыша.



Рис. 4. Продольный срез семяпочки тетраплоидной ржи через 15 суток после опыления пыльцой пырея сизого

Грушевидный зародыш окружен дегенерирующими клетками нуцеллуса и интегументов

На 15-е сут большинство образовавшихся гибридных зародышей гибнет. Некоторые зародыши остаются жизнеспособными, но не растут и не приступают к дифференцировке, а в их клетках образуются микроядра. Зародыши окружены дегенерировавшими клетками нуцеллуса и интегументов (рис. 4). В контроле на 15-е сут в зародыше уже имеются колеоптиле, щиток, почечка, корешок и колеориза. В эндосперме накапливается большое количество запасных веществ.

Таким образом, в наших опытах при скрещивании тетраплоидной ржи с пыреем сизым несовместимость проявилась сразу же после опыления в виде нарушения роста пыльцевых трубок, что вообще характерно для отдаленных скрещиваний [2—6 и др.]. Зерновки начинали формироваться примерно в 27% случаев. Необходимо отметить, что определенное количество зерновок не завязывается по причинам, связанным с отклонениями в строении зародышевых мешков тетраплоидной ржи, что отмечалось и другими авторами [7, 8]. Эти отклонения сводятся к дегенерации яйцеклетки, синергид, аномальному расположению и дегенерации полярных ядер, дегенерации всего зародышевого мешка. А. М. Мошкович, А. А. Чеботарь [8] и Т. Н. Чеченева [7] отмечают также аномальную поляризацию зародышевого мешка у тетраплоидной ржи. Последнее отклонение в нашем материале не встречалось.

На ранних стадиях формирования гибридной зерновки зародыш и эндосперм развиваются сходно с контролем. В некоторых случаях наблюдается незначительное ускорение темпов развития зародыша и запаздывание

образования ядер эндосперма в гибридной комбинации по сравнению с контролем.

Существенные нарушения в эндоспермогенезе выявляются на 5—6-е сут после опыления. Как показано В. П. Банниковой и О. А. Хведынич [6, 9], они в основном связаны с аномальным течением митозов в результате несовпадения геномов родительских форм. В данной комбинации запасные питательные вещества в эндосперме не откладываются и алейроновый слой не образуется. Эндосперм дегенерирует полностью и в 10—11-дневной зерновке уже не обнаруживается. Некоторые зародыши сохраняют жизнеспособность до 15-дневного возраста, но органогенез в них подавляется.

Следовательно, ранняя дегенерация эндосперма и, очевидно, нарушение согласованности в развитии зародыша, эндосперма и окружающих тканей приводят в рассматриваемой комбинации скрещивания к гибели гибридной зерновки.

Наши наблюдения показывают, что гибридные зародыши развиваются относительно нормально до периода дифференциации, затем продолжают расти, но не дифференцируются. В зародышах старше 11-дневного возраста начинаются деструктивные изменения.

На основании изложенного выше можно предположить, что для получения гибридов тетраплоидной ржи с пыреем сизым эффективным методом может служить культура зародышей на искусственной питательной среде — метод, который в настоящее время широко используется в генетико-селекционных работах. По-видимому, для культивирования следует использовать зародыши не старше 11-дневного возраста.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Цицин Н. В., Махалин М. А.* Некоторые итоги работ по созданию клейковидных форм озимой ржи.— В кн.: Генетика и селекция отдаленных гибридов. М.: Наука, 1976, с. 79—84.
2. *Поддубная-Арнольди В. А.* К исследованию пыльцевых трубок у покрытосеменных растений.— Докл. АН СССР, 1965, т. 162, № 3, с. 705—708.
3. *Батыгина Т. Б., Долгова О. А., Коробова С. Н.* Поведение пыльцевых трубок при внутри- и межвидовой гибридизации.— Докл. АН СССР, 1961, т. 136, № 6, с. 1482—1485.
4. *Хведынич О. А., Банникова В. П.* Нарушения в процессе оплодотворения при гибридизации ячменя с рожью.— Бот. журн., 1970, т. 55, № 8, с. 1111—1119.
5. *Банникова В. П.* Нарушение роста пыльцевых трубок при межвидовой гибридизации в роде Nicotiana.— Журн. общей биологии, 1972, т. 33, № 5, с. 618—624.
6. *Банникова В. П.* Цитоэмбриология межвидовой несовместимости у растений. Киев: Наукова думка, 1975.
7. *Чеченева Т. Н.* Цитогенетическое изучение тетраплоидной ржи разной степени плодовитости: Автореф. канд. дис. Киев, 1976.
8. *Мошкович А. М., Чеботарь А. А.* Рожь. Кишинев: Штиинца, 1976.
9. *Хведынич О. А., Банникова В. П.* Цитологические особенности гибридного эндосперма.— В кн.: Тезисы докладов III съезда генетиков и селекционеров Украины. Киев: Наукова думка, 1976, ч. 1, с. 79—80.

Главный ботанический сад АН СССР

ГЕНЕТИКА

МЕЖВИДОВАЯ ГИБРИДИЗАЦИЯ КАК МЕТОД ИНТРОДУКЦИИ СУБТРОПИЧЕСКИХ ВИДОВ ГРУШИ В ЦЧО

В. С. Нижников

Происхождение рода Pyrus L. s. str., по А. А. Федорову [1], связано с древней листопадной флорой, охватывавшей зону в Евразии к северу и югу от 30-й параллели; остатки этой флоры сохранились в виде отдельных очагов реликтовой растительности на Кавказе, в Средней Азии, Гималаях, в юго-западной части Китая и др. Здесь наряду с другими мезофитами произрастают субтропические (*P. pashia* Hamilt.) или полулистопадные представители этого рода (*P. longipes* Cosson et Durieu).

Род включает в себя не менее 60 видов [1], но А. С. Туз [2], учитывая сильную экологическую дифференциацию ряда видов в разных частях ареалов, насчитывает только 16 основных видов, сводя остальные к синонимам или мелким таксономическим единицам. Несмотря на некоторую схематичность, точка зрения А. С. Туза кажется нам более приемлемой, как соответствующая вавиловской концепции вида.

Различия в экологических условиях произрастания разных видов груш наложили отпечаток на их требования к условиям внешней среды. Если большинство из испытанных в условиях Воронежа видов нормально проходят цикл вегетации и в течение ряда лет успешно зимуют, то отдельные виды (*P. regelii* Rehd., *P. pashia*), экологически связанные с субтропическими условиями обитания, как показал опыт, не могут быть введены в культуру обычными методами интродукции.

Учитывая, что гибридизация является одним из методов интродукции [3], мы в 1973 г. предприняли скрещивание этих видов, использовав в качестве материнских растений местный вид *P. communis* L. (дикую лесную грушу) и акклиматизированный в ЦЧО вид *P. ussuriensis* Maxim. В процессе работы изучали скрещиваемость видов и наследование гибридами свойства зимостойкости и формы листовой пластинки.

P. communis — основной вид груши с ареалом, занимающим почти всю Европу. Он сильно дифференцирован на экотипы и формы, в связи с чем возникло множество синонимов [4]. Листовая пластинка округлая, цельная; плоды широко варьируют по форме и величине, используются в пищу. В культуре вид представлен многими сортами.

P. ussuriensis — восточноазиатский вид, интродуцированный в ЦЧО, высоко морозостоек. Листья, округло-эллиптические, зазубренные. Плоды съедобные; имеются культурные сорта.

P. pashia — субтропический полулистопадный вид из западной части Гималаев. В условиях Воронежа однолетние сеянцы переносят морозы до −5, −7°, сохраняя листовой аппарат; при более сильных морозах обмерзают до уровня снега, а весной отрастают. В закрытом грунте растения сохраняют листья в течение двух лет; наблюдается непрерывный рост после краткого (3—4 нед.) периода покоя в декабре — январе. Имеет место

гетерофилия: в ювенильном возрасте листья у растений одно- и дварассеченные, лопастные (рис. 1); у взрослых растений — цельные, яйцевидные. Считают, что на своей родине этот вид дал начало ряду сортов.

P. regelii Rehd. (син.: *P. heterophylla* Regel et Schmalh.). Ксерофильный вид из Средней Азии; листья сильно рассеченные (рис. 2).

Гибридизация проведена по методике, принятой в селекционной работе с плодовыми. Бутоны изолировали марлевыми изоляторами, цветки тщательно кастрировали за 1—2 дня до опыления. Результаты опыта приведены в таблице.

Результаты межвидовой гибридизации груш

Опыляемый вид	Вид-опылитель	Опылено цветков, шт.	Получено		Выращено
			плодов, шт.	семян, шт.	пятилетних сеянцев, шт.
P. communis	*P. regelii*	45	26	79	56
P. communis	*P. pashia*	40	25	162	104
P. ussuriensis	*P. regelii*	214	35	220	170
P. ussuriensis	*P. pashia*	200	—	—	—

У груши обыкновенной в обоих вариантах процент образования плодов был высоким. Груша уссурийская дала плоды только от опыления пыльцой груши Регеля; в варианте с использованием пыльцы груши пашия плодов не образовалось.

Гибридные семена, высеянные после стратификации, отличались высокой энергией прорастания; сеянцы росли интенсивно, оказались жизнеспособными. Выпад сеянцев был только на раннем этапе развития от случайных причин.

Изучение формы листовой пластинки показало, что все без исключения гибриды имели листья отцовского типа. Так, в варианте груша обыкновенная × груша пашия все растения (см. рис. 1) имеют удлиненно-яйцевидную цельную пластинку листа, что характерно для восточноазиатских видов. Округлых листьев, характерных для материнского растения — лесной груши, гибриды не формируют.

В то же время рассеченных (лопастных) листьев, свойственных ювенильным растениям груши пашия, не образовалось. Можно предположить, что этот признак был доминантным у предковых форм груши пашия, а сама эта груша является продуктом симпатрического видообразования от скрещивания предкового типа с видом, имеющим цельнокрайний лист. Может быть, признак гетерофилии проявляется лишь до определенного поколения. В обоих вариантах с использованием груши Регеля листья гибридов дважды (иногда трижды) рассеченные, пятилопастные (см. рис. 2).

Осенняя окраска листьев у гибридов красноватая, что также характерно для восточноазиатских видов. У некоторых растений листья осыпаются зелеными после заморозков, хотя ритм роста их соответствует ритму климата, они вовремя заканчивают рост и формируют верхушечную почку. Факторы, определяющие зимостойкость растений, в нашем опыте в основном доминировали, хотя в разных вариантах есть различия. Так, в обоих вариантах с использованием груши Регеля все гибриды без исключения высокоморозостойки, в зимы 1975—1976, 1976—1977 гг. (абсолютные минимумы −32 и −35° на поверхности снега) растения не пострадали, рост весной начался из верхушечных почек.

В варианте с видом *P. pashia* в первую из указанных зим у трех растений кора подмерзла на уровне снега, из них погибло лишь одно. Остальные растения не пострадали, и весной их рост начался из верхушечных почек. В следующую зиму у части растений подмерзли концы прошлогодних по-

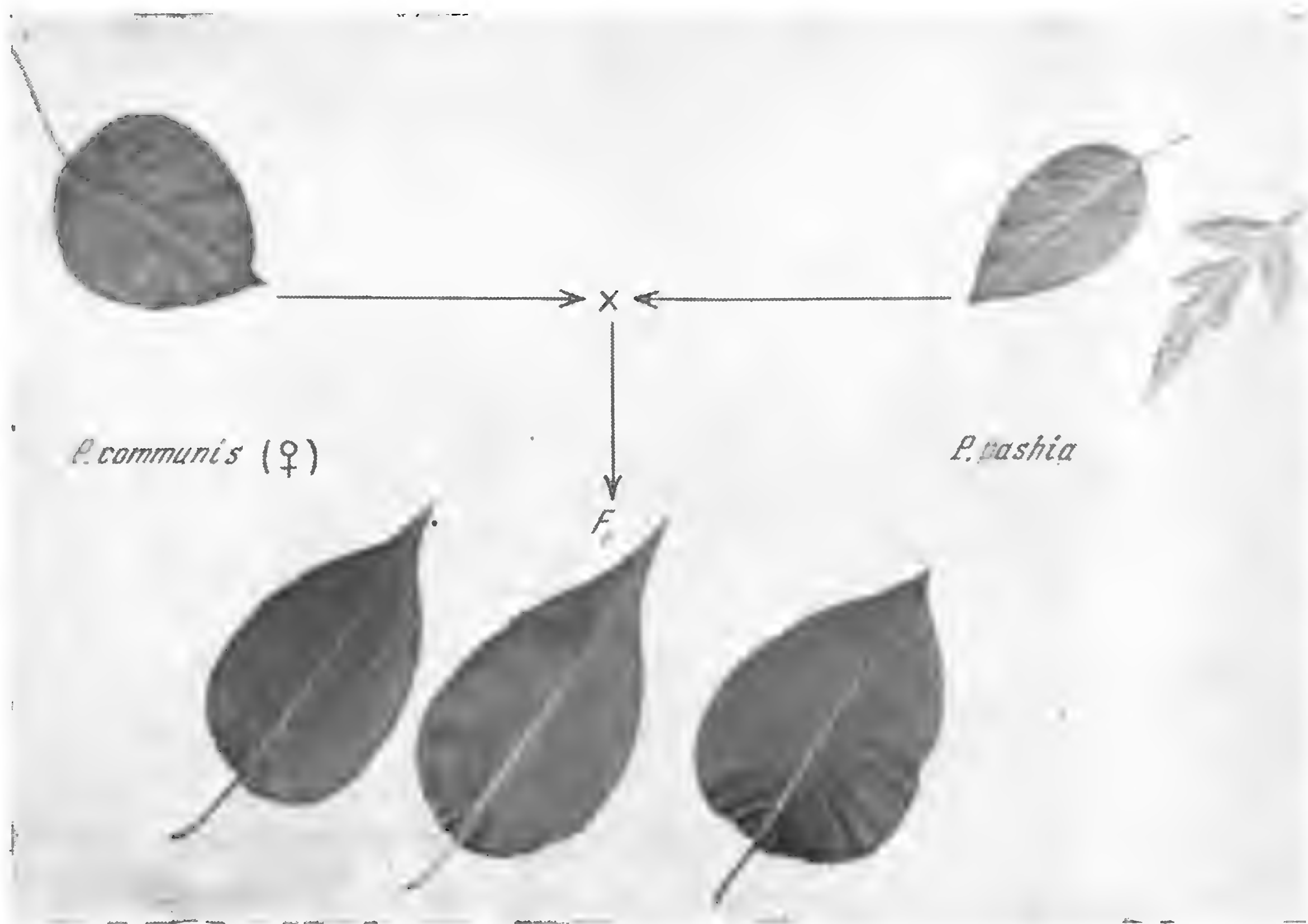


Рис. 1. Характер наследования формы листа у гибридов груши лесной и груши пашия
Справа вверху — цельнокрайний и ювенильный лист груши пашия

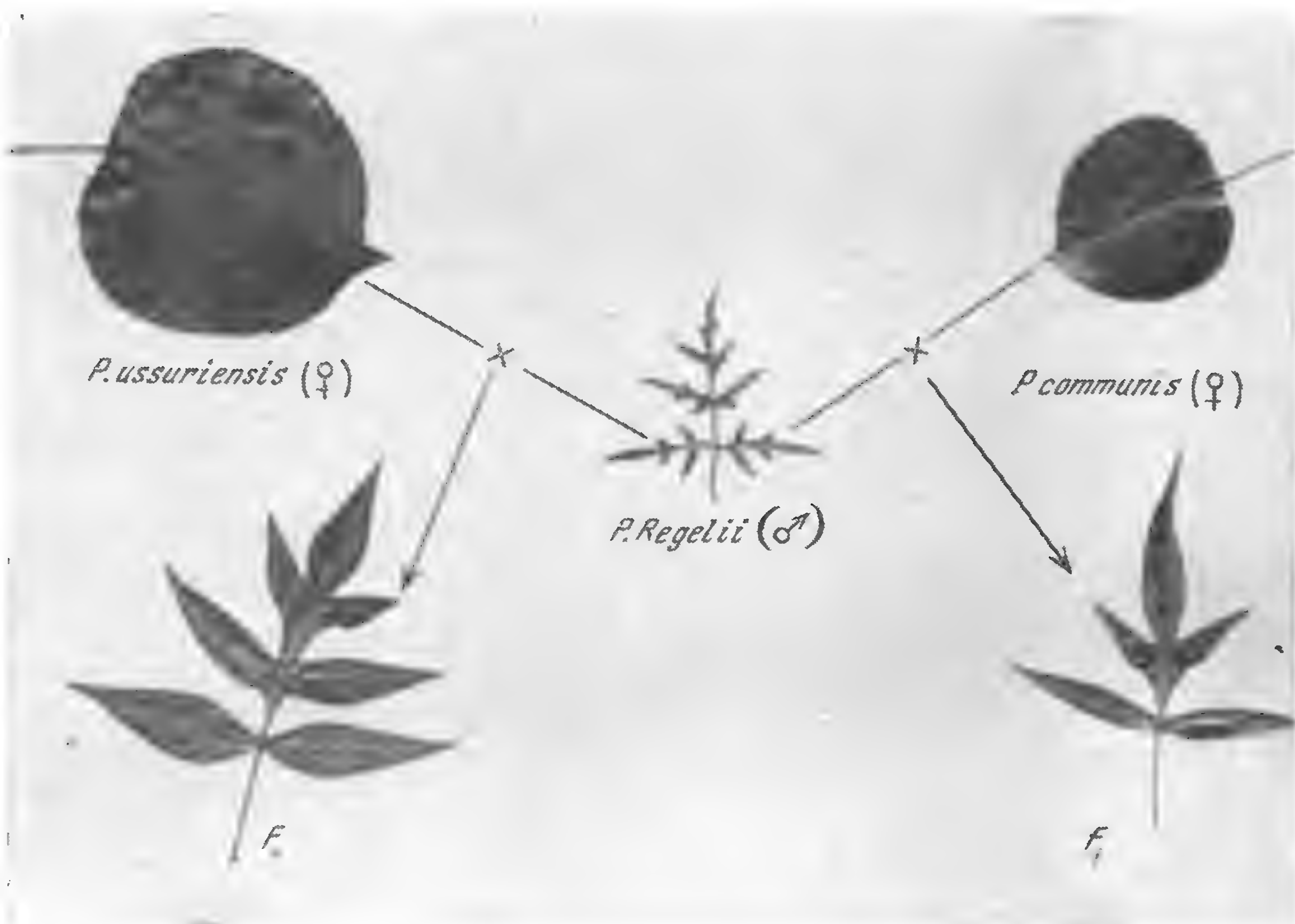


Рис. 2. Наследование формы листа отцовского типа гибридами груши уссурийской и груши лесной с грушей Регеля

бегов, и рост у них начался из боковых почек. Причиной подмерзания явилось плохое вызревание древесины летом 1976 г., когда из-за обильных дождей растения имели две «волны роста». В целом зимостойкость гибридов в данном варианте ниже, чем у материнского растения, но вполне удовлетворительная для гибридов такого типа.

Литературные данные о гибридизации использованных нами видов очень скудны. В сводке Найта [5] таких данных нет. В нашей стране лишь П. Н. Яковлев [6] , В. Ф. Денисов [7], Г. А. Лобанов [8] и А. С. Туз [9] привлекли к скрещиванию грушу Регеля. Несколько ранее С. С. Калмыков [10] сообщил о спонтанной гибридизации груши обыкновенной с грушей Регеля. Авторы указывают, что гибриды в ювенильном возрасте имеют рассеченные (лопастные) листья; этот признак впоследствии исчезает, на основании чего А. С. Туз считает его рецессивным.

Факт доминирования формы листовой пластинки груши Регеля в обоих вариантах опыта представляет значительный интерес для изучения филогении рода Pyrus.

И. Т. Васильченко [11] считает грушу Регеля экологически «молодым» видом, связанным в своем происхождении с каким-то более древним. Рассеченную пластинку листа он рассматривает как пример неотенического изменения цельного листа этого древнего вида в связи с переходом его к жизни в аридных условиях.

Однако с этим трудно согласиться. Груша Регеля является древним видом и, вероятно, филогенетически близка к основанию родословного древа Pyrus.

По А. А. Федорову [1], древнейшими в роде Pyrus являются виды с опадающей чашечкой, составляющие секцию Pashia Koehne. Этот признак присущ также древнейшим видам родов: Malus Mill., Crataegus L. [12] и Rosa L. [13]. Отсутствует чашечка у многих видов Sorbus L.— одного из древнейших родов Pomoideae Focke.

Наряду с этим у многих родов Pomoideae наиболее древние виды имеют лопастную (рассеченную) пластинку листа; это свойственно древнейшим видам яблони, боярышника [12], рябины (*Sorbus torminalis* (L.) Cranz и др.). Согласно закону гомологических рядов Н. И. Вавилова этот признак должен проявляться и у близкого рода Pyrus. Действительно, он наблюдается у ювенильных растений груши восточно- и среднеазиатского происхождения (*P. pashia*, *P. pulcherrima* Aschers. et Graebn., *P. betulifolia* Bunge и др.), что свидетельствует о наличии этого признака у далеких предковых форм этих видов.

Хотя груша Регеля имеет чашечку на плодах и по этому признаку может быть отнесена в категорию «молодых» видов, она в течение всего онтогенеза сохраняет глубоко рассеченные листья. Признак этот является доминантным, так как при скрещивании с видами, имеющими цельнокрайний лист, он проявляется уже в F_1 (см. рис. 2). Этот факт подтверждает мысль о большой древности груши Регеля, ибо в скрещиваниях доминируют признаки древних видов [9]. О большой древности груши Регеля говорит также В. И. Ткаченко [14].

В то же время *P. communis* — филогенетически молодой вид. По-видимому, он не содержит даже рецессивных генов, определяющих рассеченную пластинку листа. Если бы эти гены имелись, они проявили бы свое действие при том огромном объеме селекционной работы, который был проведен с этим видом различными исследователями за последние два столетия; однако сообщений о рассеченных листьях у сеянцев и гибридов этого вида нет. Приведенный же Н. З. Безрученко [15] пример гетерофилии у этого вида не может считаться достоверным, так как автор работал с семенами, полученными в неконтролируемых условиях, и, следовательно, имевшими неизвестное генетическое происхождение.

Так как у груши обыкновенной отсутствует ген, определяющий рассеченные листья, факт получения М. А. Курьяновым и П. В. Кравцовым [16]

гибрида с такими листьями в комбинации *Sorbus aucuparia* L. × *Pyrus communis* очень интересен. Его следует расценить как пример доминирующего влияния фактора гетерофилии, свойственного только одному из родителей — рябине. Это подтверждает тезис о доминировании в скрещиваниях древних признаков. Известно, что род Sorbus является более древним, чем Pyrus; местные виды груш отсутствуют на североамериканском континенте, в то время как рябина там имеется.

Таким образом, в нашем опыте мы имеем факт доминирования признаков филогенетически древних видов над видами более молодыми, что, в общем, объясняется А. С. Тузом [9] наличием у древних видов большего количества доминантных генов. Предварительные наблюдения показали, что гибриды груши обыкновенной с грушей пашия устойчивы к грибным заболеваниям.

ВЫВОДЫ

Отдаленная гибридизация является перспективным методом интродукции южных (субтропических) видов груши в ЦЧО.

Скрещивания груши уссурийской и обыкновенной (секции Achras Koehne) с грушей Регеля (секция Xeropyrenia Koehne) удаются очень легко; видимо, их геномы гомологичны.

Скрещивание груши обыкновенной с грушей пашия также удается легко; уссурийская груша при опылении пыльцой груши пашия плодов и семян не образует. Видимо, геномы двух последних видов негомологичны; можно предположить, что груша уссурийская филогенетически более далека от груши пашия, чем обыкновенная.

По форме листьев доминируют признаки более древних восточноазиатских видов.

ЛИТЕРАТУРА

1. *Федоров А. А.* О флористических связях Восточной Азии с Кавказом (на примере изучения рода Pyrus L. s. str.).— В кн.: Материалы по истории флоры и растительности СССР, М.; Л.: Изд-во АН СССР, 1958, вып. 3, с. 230—248.
2. *Туз А. С.* О происхождении и эволюции рода Pyrus L.— Бот. журн., 1974, т. 59, № 12, с. 1734—1742.
3. *Соколов С. Я.* Мичурин и акклиматизация растений.— Бот. журн., 1955, т. 40, № 5, с. 655—666.
4. *Rehder A.* Bibliography of cultivated trees and schrubs.— Jamaica Plain, Mass. USA, 1949.
5. *Knight R. L.* Abstract bibliography of fruit breeding and genetics to 1960. East Malling, Kent, Engl.: Malus and Pyrus, 1963.
6. *Яковлев П. Н.* Учение И. В. Мичурина — важный этап в развитии биологической науки.— Труды плодоовощного ин-та, 1955, т. 8, с. 20—21.
7. *Денисов В. Ф.* Наследование признаков у гибридов груши (*Pyrus communis* × *P. Regelii*).— Бюл. ЦГЛ им. И. В. Мичурина, 1960, вып. 9—10, с. 89—94.
8. *Лобанов Г. А.* Наследование признаков родительских форм при межвидовой гибридизации груши.— Сб. научн. работ ВНИИС им. И. В. Мичурина, 1969, вып. 13, с. 126.
9. *Туз А. С.* Наследование признаков у межвидовых гибридов груши.— Генетика, 1971, т. 7, № 7, с. 55.
10. *Калмыков С. С.* Естественные гибриды плодовых пород.— Сад и огород, 1954, № 8, с. 73—74.
11. *Васильченко И. Т.* К вопросу о гетерофилии у представителей рода Pyrus L.— груша.— Бот. журн., 1956, т. 41, № 4, с. 549—552.
12. *Циновскис Р. Е.* Боярышники Прибалтики. Рига: Зинатне, 1971, с. 14.
13. *Хржановский В. Г.* Розы. М.: Советская наука, 1958, с. 66.
14. *Ткаченко В. И.* Культура местных дикорастущих груш в Ботаническом саду г. Фрунзе. Фрунзе: Илим, 1968, с. 31.
15. *Безрученко Н. З.* Гетерофиллия у *Pyrus communis* L. s. str.— Бот. журн., 1958, т. 43, № 10, с. 1485—1488.
16. *Курьянов М. А., Кравцов П. В.* Результаты сравнительного изучения некоторых методов преодоления нескрещиваемости при гибридизации рябины с представителями подсемейства яблоневых.— Труды ЦГЛ им. И. В. Мичурина, 1974, т. 15, с. 23—45.

Ботанический сад им. проф. Б. М. Козо-Полянского
Воронеж

АНАЛИЗ ИЗМЕНЧИВОСТИ МОРФОЛОГИЧЕСКИХ ПРИЗНАКОВ В СЕМЕННОМ ПОТОМСТВЕ ОРЕХА 'ИДЕАЛ'

Т. С. Василенко, Ю. А. Волчков, И. М. Ряднова, Н. Л. Зароченцева

Грецкий орех 'Идеал' привлекает внимание селекционеров благодаря своей скороплодности, слаборослости, способности к вторичному цветению и плодоношению [1—4]. Хотя типичные деревья 'Идеала' отличаются пониженной зимостойкостью (в кроне даже после очень мягких зим имеются поврежденные и засохшие ветви), вторичное цветение, особенно сильное в годы запоздалых весенних заморозков, частично компенсирует утраченный урожай, что в целом определяет и относительно высокую продуктивность деревьев.

В 1962 г. на опытно-селекционной станции ВИР в г. Крымске были посеяны семена ореха 'Идеал', полученные от С. С. Калмыкова с Бостандыкского опорного пункта Института садоводства имени академика Р. Р. Шредера (Ташкент). Хотя форма-опылитель точно не известна, остается несомненным (С. С. Калмыков, личное сообщение), что это был обычный высокорослый орех. Гибридный характер данной семьи и контрастность родительских форм по целому комплексу признаков послужили основанием проанализировать морфологическое разнообразие сеянцев с генетических позиций.

Изучаемая гибридная семья включает 34 сеянца, существенно различающихся по высоте, ширине кроны, окружности штамба, числу скелетных ветвей первого порядка, величине годичного прироста, скороплодности и урожайности. Коэффициенты вариации по перечисленным признакам колеблются от 21±2,5 (высота дерева) до 100±12,7% (годичный прирост).

По одному из важнейших признаков (способности к вторичному цветению и плодоношению) семья подразделяется на две примерно равновеликие группы, в одной из которых вторичное цветение отмечено в течение трех последовательных лет наблюдений, тогда как в другой в течение тех же лет ни одно из растений вторично не цвело. Качественный характер различий по этому признаку позволяет описать расщепление в терминах классического генетического анализа. Численность групп (16 и 18 деревьев соответственно) наводит на мысль о расщеплении в соотношении 1 : 1, что, в свою очередь, позволяет предположить мутационную природу появления формы 'Идеал' у грецкого ореха.

В свете этого предположения казалось важным оценить широту плейотропного эффекта мутации, что и было выполнено в ходе дисперсионного анализа данных о ряде количественных признаков в группах сеянцев со вторичным цветением и без него. Результаты однофакторного дисперсионного анализа (фактор — принадлежность к одной или другой группе) приведены в табл. 1.

Данные табл. 1 показывают, что только для трех признаков (высота дерева, ширина кроны и окружность штамба) из шести устанавливаются статистически достоверные различия между группой вторично цветущих гибридов и без вторичного цветения. По-видимому, именно они и могут быть включены (наряду с вторичным цветением и скороплодностью) в число плейотропных эффектов предполагаемой мутации. В этой связи кажется интересным, что определение параметров, оцениваемых средними квадратами в дисперсионных комплексах, и вычисление на их основе доли влияния фактора для данных трех признаков дало достаточно высокие, но примерно одинаковые величины: 0,59; 0,47 и 0,51 соответственно.

В полном соответствии с результатами дисперсионного оказались и данные корреляционного анализа (табл. 2). Вычисление коэффициентов корреляции рангов (по Спирмэну) обнаружило статистически достоверную

Таблица 1

Результаты дисперсионного анализа данных о некоторых количественных признаках сеянцев ореха 'Идеал' с вторичным цветением и без него

Источник изменчивости	SS	df	mS	$F_{фактическое}$	P
Урожай с дерева, шт.					
Общая	2678590,1	32		0,23	0,05
Факториальная	20076,2	1	20076,2		
Остаточная	2658513,9	31	85758,2		
Высота дерева, м					
Общая	38,5	33		25,5	0,01
Факториальная	17,1	1	17,1		
Остаточная	21,4	32	0,7		
Ширина кроны, м					
Общая	70,5	33		15,8	0,01
Факториальная	23,3	1	23,3		
Остаточная	47,2	32	1,5		
Число скелетных ветвей первого порядка					
Общая	68,1	33		1,6	0,05
Факториальная	3,2	1	3,2		
Остаточная	64,9	32	2,0		
Окружность штамба, см					
Общая	21453,9	33		18,7	0,01
Факториальная	7915,7	1	7915,7		
Остаточная	13538,2	32	423,1		
Годичный прирост, см³					
Общая	93369,2	29		0,01	0,05
Факториальная	27,8	1	27,8		
Остаточная	93341,4	28	3333,6		

Примечание. Табличное значение критерия F для уровней значимости 0,05 и 0,01 равны 4,2—7,6.

Таблица 2

Матрица коэффициентов корреляции рангов для некоторых количественных признаков сеянцев ореха 'Идеал'

	2	3	4	5	6	7
1	0,79*	—0,20	0,64*	—0,05	—0,03	—0,56
2		0,06	0,64*	0,19	0,06	—0,30
3			0,29	0,34	—0,08	0,28
4				0,24	0,01	—0,36
5					0,01	—0,24
6						0,24

Примечание. 1 — высота дерева, 2 — ширина кроны, 3 — число скелетных ветвей, 4 — окружность штамба, 5 — урожай с дерева, 6 — годичный прирост 1973 г., 7 — годичный прирост 1974 г.; звездочками отмечены статистически достоверные коэффициенты.



Соцветия, характерные для вторичного цветения грецкого ореха 'Идеал'

связь только для тех же трех признаков (высота дерева, ширина кроны и окружность штамба) и отсутствие связи между остальными. Существенно при этом, что данные три признака коррелируют со способностью ко вторичному цветению; величины коэффициентов взаимной сопряженности (по Чупрову) близки к 0,7.

Представляло бы значительный интерес для проверки высказанной гипотезы провести не однофакторный, а двухфакторный дисперсионный анализ изученных количественных признаков, выделив из остаточной вариации долю, связанную с возможным генотипическим разнообразием гибридов в пределах групп с вторичным цветением и без него. Если бы влияние второго фактора (генотип гибрида) оказалось бы очень малым или не устанавливалось как статистически достоверное, то гипотеза получила бы существенное подкрепление. У древесных растений норму реакции генотипа удобно оценивать, изучая варьирование признака в пределах кроны. Принципиально это было возможно сделать лишь для одного из учтенных нами признаков — величины годичного прироста. Однако по этому признаку группы с вторичным цветением и без него не обнаружили достоверных различий. Еще больший интерес представили бы данные изучения потомства от самоопыления ореха 'Идеал', тем более, что провести самоопыление возможно, использовав феномен вторичного цветения. В период такого цветения формируются самые различные соцветия: из только женских цветков, только мужских, женских и мужских и даже гермафродитных (рисунок). Периоды цветения мужских и женских цветков в соцветиях во времени частично совпадают, что и делает возможным самоопыление. Изучение самоопыленных сеянцев 'Идеала' позволило бы решить и вопрос о доминантном или рецессивном характере предполагаемой мутации — вопрос, который сейчас может обсуждаться лишь на основе косвенных соображений.

ВЫВОДЫ

На основе данных генетико-статистического изучения ряда количественных и качественных признаков семенного потомства ореха 'Идеал' высказано предположение о мутационной природе этой формы грецкого ореха.

К числу плейотропных эффектов предполагаемой мутации относятся: вторичное цветение, скороплодность и значительное сокращение размеров дерева (высоты, ширины кроны, диаметра штамба).

ЛИТЕРАТУРА

1. *Акимов М. С.* Грецкий орех Идеал.— Садоводство, 1962, № 6.
2. *Петросян А. А.* Вторичное цветение у грецкого ореха.— В кн.: Проблемы садоводства Северного Кавказа. Краснодар, 1970.
3. *Ткаченко В. И.* Деревья и кустарники дикорастущей флоры Киргизии и их интродукция. Фрунзе: Илим, 1972.
4. *Калмыков С. С.* Скороплодный грецкий орех.— Садоводство, 1974, № 10.

Крымская опытно-селекционная станция ВИР.
Крымск

Кубанский государственный университет
Краснодар

ИНФОРМАЦИЯ

МЕЖДУНАРОДНАЯ КОНФЕРЕНЦИЯ, ПОСВЯЩЕННАЯ РОЛИ БОТАНИЧЕСКИХ САДОВ В СОХРАНЕНИИ РЕДКИХ И ИСЧЕЗАЮЩИХ РАСТЕНИЙ

Е. Е. Гогина, Е. Ф. Молчанов

В конференции, проходившей с 12 по 17 сентября 1978 г. в Королевском ботаническом саду Кью (Англия), приняли участие 106 представителей ботанических садов из 36 стран. Принципиальные основы участия ботанических садов в охране флористических ресурсов уже обсуждались в Кью в 1975 г. на первой международной конференции по этой тематике. Поэтому в 1978 г. в центре внимания были вопросы практического осуществления выработанных направлений. На пленарных заседаниях заслушано 27 докладов и сообщений по общим вопросам организации охраны редких и исчезающих видов растений и формам участия ботанических садов в этой работе. На заседаниях рабочих групп обсуждались: кодекс коллекторов, формы ответственности за выращивание неевропейских эндемов, находящихся под угрозой, вопросы создания в Европе координирующего органа и представления правительственным органам рекомендаций по привлечению ботанических садов к охране растений.

Организации охраны растений и международным контактам был посвящен доклад ученого секретаря Комиссии по редким и исчезающим растениям МСОП Г. Л. Лукаса. Комиссия связана с ботаниками большинства стран мира; уже опубликован список редких, эндемичных и находящихся под угрозой растений флоры Европы, насчитывающий почти две тысячи видов. Подготовлен к публикации в 1978 г. первый том Красной Книги МСОП, содержащий сведения о 250 видах различных флор. Разработаны и включены в проект Всемирной Стратегии по охране природы планы охраны растительного мира и намечена очередность необходимых действий. По данным Комиссии в настоящее время в защите нуждается около 25 тысяч видов высших растений мировой флоры.

В докладе д-ра Д. А. Ратклиффа была освещена роль Совета по охране природы Великобритании в сохранении редких и исчезающих видов растений. Совет финансирует работы по изучению распространения дикорастущих растений; картирование ареалов проводится по методу сетки с квадратами 10×10 км. К категории редких относят виды, встречающиеся в 15 и менее квадратах.

Представитель Всемирного фонда охраны живой природы С. Вальберг рассказал о проекте сохранения находящихся в опасности видов шведской флоры: способах их учета, охраны местообитания и новых сельскохозяйственных и лесоводственных методах. Принят следующий порядок охраны растений: 1 — очень редкие стенотопные виды, 2 — быстро сокращающиеся, 3 — эндемичные. В связи с выпадением сернистых осадков в северных странах мира подчеркнута необходимость международных соглашений по охране среды.

Работам ботанических садов Советского Союза в области охраны редких и исчезающих видов растений был посвящен доклад ученого секретаря Комиссии по охране растений Совета ботанических садов СССР Е. Е. Гогиной. Большое внимание уделяется составлению общесоюзного и региональных списков растений, нуждающихся в охране, и выбору территорий для заповедания, культивированию растений в целях сохранения, изучения их биологии, экологии и способности к самовозобновлению в условиях культуры. Подготавливается справочное издание, содержащее сведения более чем о 700 культивируемых редких и исчезающих видах флоры СССР. Обследуются и берутся под охрану старые сады и парки.

О деятельности ботанических садов по охране флоры Южной Африки сообщили проф. Н. В. Рикрофт и д-р А. В. Холл. Они подчеркнули важность охраны местной флоры от вытеснения интродуцированными растениями и необходимость определения минимального размера популяций, обеспечивающего выживание различных видов.

Доклады Д. Олдриджа, д-ра Д. Белами (Англия), Г. Винкеля (ФРГ) и Р. И. Бейера (Англия) были посвящены вопросам пропаганды идей охраны растительного мира ботаническими садами и практическим путям их осуществления. Особо отмечена важность воспитания у персонала ботанических садов повышенной ответственности за сохранение редких и исчезающих видов растений в условиях культуры.

Проф. Б. А. Мольский осветил вопросы сотрудничества заповедников и ботанических садов в ПНР.

Информация о деятельности ботанических садов в области сохранения видов местной флоры, их интродукции, изучения экологии и биологии сделали д-р Д. Брамвелл (Канарские острова), д-р С. М. Уолтерс (Кембриджский ботанический сад), Е. Е. Кэмп (университетский ботанический сад в Дэнди, Англия), А. П. Вовидес (Веракрус, Мексика), Дж. В. Рингли (Канберра, Австралия), д-р Е. де ла Сота (Аргентина), д-р Е. Соепадмо (Малайзия), д-р Л. Сомсак (ЧССР).

Дж. В. Е. Симмонс (Англия) остановился на мерах повышения приживаемости интродуцированных растений, способствующих сокращению затрат исходного природного материала, и на необходимости документирования и анализа случаев гибели растений.

Ф. Арнклит рассказал о старейшем семенном банке, созданном в ботаническом саду Копенгагена в 1780 г. с целью проверки определения и повышения надежности сохранения видов. Семена культивируемых растений ежегодно поступают в хранилище и сравниваются с исходным образцом природного происхождения, полная замена образцов осуществляется через каждые 5—7 лет.

П. А. Томпсон (Англия) отметил необходимость отражения популяционного разнообразия растений в коллекциях семян и важность сохранения их генетической чистоты при длительном хранении с периодическими пересевами.

Л. Оливье поделился опытом восстановления дюнных биотопов на Средиземноморском побережье Франции и реинтродукции в них исчезающих растений.

На примере эгейских эндемов С. Сногеруп показал преимущества сохранения растений в природных условиях и отметил необходимость разработки новых более совершенных методов сохранения генетической чистоты растений, сконцентрированных в семенных банках.

Проф. Ц. Гомес-Кампо информировал участников конференции о целях и работах Организации по фитотаксономическому изучению Средиземноморской области (OPTIMA), способствующей сохранению флоры этого региона.

Дж. Варли (Англия) продемонстрировал значение экологических, в особенности почвенных, исследований для успешного выращивания редких и исчезающих видов. И. фон Рамин (Франкфурт-на-Майне) поделилась

опытом выращивания европейских видов орхидей, основанным на детальном знании их экологии. Д-р П. С. де Йонг рассказал о работе датских питомников, сочетающих клонирование наиболее ценных древесных растений с их семенным размножением.

Рабочая группа, обсуждавшая практический кодекс для коллекторов, внесла предложение о расширении издания плакатов и листовок, разъясняющих вред любительского коллекционирования и предупреждающих о мерах наказания за ущерб, причиняемый охраняемым видам. Все экспедиции по сбору растений должны проводиться в контакте с местными ботаническими учреждениями с соблюдением всех существующих запретов и ограничений.

В решениях конференции подчеркивается настоятельная необходимость организации сети заповедников и ботанических садов в тропических и субтропических районах, а также важность создания во всех странах региональных садов, дополняющих работу заповедников по охране растительного мира.

Конференция обратилась к Международной Ассоциации ботанических садов с просьбой содействовать просветительской деятельности ботанических садов, поощрять их работу по культивированию, размножению и реинтродукции редких и исчезающих видов, способствовать сотрудничеству и обмену опытом между ботаническими садами, а также расширению взаимной информации о специализированных коллекциях, культивируемых редких и исчезающих растениях, программах экспедиционных работ и общем количестве видов региональных флор, нуждающихся в охране. Рекомендуется стимулировать создание семенных банков и региональных групп для обмена опытом и установить премии за наибольшие достижения в области охраны растений.

Поскольку ЮНЕП, МСОП и Всемирный фонд охраны природы основное внимание уделяют охране животных и их местообитаний, конференция призвала расширить деятельность в области охраны растительного мира и оказать всемерную поддержку ботаническим садам.

Конференция отметила необходимость создания координирующего органа для укрепления сотрудничества ботанических садов в области охраны растений. Финансирование этих работ предполагается осуществить за счет взносов ботанических садов.

Во время работы конференции была организована выставка плакатов и других пропагандистских материалов, посвященных охране растений.

Делегаты ознакомились с Королевским ботаническим садом Кью и его филиалом в Уэй-Хёрсте (Сассекс) и с ботаническим садом Кэмбриджского университета, где созданы живые коллекции редких и исчезающих растений, с системами их документации, семенным банком и лабораторией по культуре тканей для размножения редких видов. В заключение были организованы экскурсии в заповедники Турсли, Кинли Вэйл и в Парк королевы Елизаветы.

Главный ботанический сад АН СССР
Москва
Государственный ордена Трудового Красного Знамени
Никитский ботанический сад
Ялта

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

О КНИГЕ Э. С. ТЕРЕХИНА «ПАРАЗИТНЫЕ ЦВЕТКОВЫЕ РАСТЕНИЯ»

В. А. Поддубная-Арнольди, Г. Е. Капинос

Рецензируемая книга[1] представляет собой капитальный труд, посвященный результатам изучения закономерностей эволюции онтогенеза паразитных покрытосеменных растений. Основными материалами для этой работы послужили результаты обширных и глубоких исследований автора, а также обобщенные литературные данные. До настоящего времени подобных исследований эволюции репродуктивных и зародышевых структур паразитных покрытосеменных растений не было. Издание этого интересного и глубокого труда несомненно является весьма положительным фактом, так как он способствует пониманию основных морфологических процессов, обусловливающих индивидуальное развитие организмов, способствует выяснению закономерностей их изменения в процессе эволюции.

Построение работы очень логично и стройно, читается она легко и с большим интересом.

В первой главе, посвященной происхождению паразитизма у покрытосеменных растений, Э. С. Терехин детально анализирует биологическую сущность явления паразитизма, приводит обширный список семейств, в которых встречаются паразитные растения, и схему форм чужеядности паразитных покрытосеменных растений.

Автор вполне обоснованно выделяет два основных типа паразитизма: ксенопаразитизм и аллопаразитизм. К первому из них он относит формы Orobanchaceae и Cuscutaceae, ко второму — Pyrolaceae и Orchidaceae. Различия в способах чужеядности, по мнению Э. С. Терехина, свидетельствуют в пользу политопного происхождения паразитизма покрытосеменных растений и неодинаковой роли разных факторов в становлении форм паразитизма. По мнению автора, различия в степени эволюционного совершенствования паразитизма в разных группах покрытосеменных растений говорят о гетерохронном происхождении чужеядности. Свои интересные выводы и заключения Э. С. Терехин делает не только на основании оригинальных и литературных данных о паразитизме растений, но и на основании литературы по паразитизму у животных, обнаруживая при этом широкую и глубокую эрудированность в вопросах биологии паразитизма.

Глава вторая и третья посвящены детальному изучению преобразования ксенопаразитных и аллопаразитных типов покрытосеменных растений со всеми четырьмя их формами (Orobanchaceae, Cuscutaceae, Pyrolaceae и Orchidaceae). Эти главы основаны на обширном оригинальном материале изучения паразитных растений многих семейств покрытосеменных растений. Как и последующие главы, они снабжены большим числом прекрасных

[1] *Терехин Э. С.* Паразитные цветковые растения. Эволюция онтогенеза и образ жизни. Л.: Наука, 1977. 217 с.

оригинальных рисунков, отражающих особенности цитоэмбриологии паразитных покрытосеменных растений. Э. С. Терехин убедительно показал зависимость структурной эволюции зародышей покрытосеменных растений в соответствии с изменением их образа жизни и пришел к заключению, что форма паразитизма определяется особенностями эволюционного становления чужеядности в той или иной группе покрытосеменных. Во второй и третьей главах показано, что изменения в образе жизни, вызывающие соответствующие структурные преобразования, приводят к метаморфозу онтогенеза и образованию высокоспециализированных паразитных растений. Кроме того, он сделал обоснованные выводы о единстве способов эволюционных структурных преобразований в группах ксенопаразитных и аллопаразитных растений, а также о единстве эволюционных тенденций в образе жизни и структурной эволюции ксенопаразитных и аллопаразитных покрытосеменных растений.

В четвертой и пятой главах Э. С. Терехин показал, что паразитический образ жизни влияет не только на эволюцию зародышей, но и на эволюцию эндосперма, плаценты завязи, мегаспорангия и женского гаметофита, причем все изменения осуществляются при помощи терминальной аббревиации и терминальной пролонгации. На основании данных предшествовавших глав в шестой, заключительной, главе детально обсуждаются вопросы эволюции покрытосеменных растений, основные направления, формы и способы редукции эмбриональных и репродуктивных половых структур, вопросы метаморфоза в онтогенезе паразитных покрытосеменных растений и соотношение явлений редукции, метаморфоза и неотении. В этой главе приведена интересная схема основных форм редукции зародышей, которая наглядно показывает, что четырем способам чужеядности покрытосеменных растений соответствуют четыре формы редукции зародышей. Излагая общие закономерности эволюционных преобразований онтогенеза паразитов покрытосеменных растений, автор опирается на эволюционные учения А. К. Северцева, И. И. Шмальгаузена и Л. В. Крушинского, применяя и их терминологию. В результате глубокого анализа структурных изменений у паразитных покрытосеменных растений, а также изучения биологии паразитизма Э. С. Терехин выделяет четыре основных способа эволюционных морфологических преобразований: редукцию, амплификацию, субституцию и оккупацию, причем первые два способа он считает первичными и более элементарными, чем остальные.

В рецензируемой книге убедительно показано, что направления, формы, способы и причины эволюционных структурных преобразований покрытосеменных растений могут быть правильно поняты и объективно описаны только в результате совместного анализа структурной организации и образа жизни. Особенно важно то, что Э. С. Терехин показал высокую степень общности способов, механизмов и факторов эволюционных морфологических преобразований у многоклеточных представителей животного и растительного миров. Эта общность, по мнению автора, обусловлена единством генетических и экологических механизмов эволюционных преобразований организмов.

Книга Э. С. Терехина является значительным вкладом в изучение биологии паразитных покрытосеменных растений и дает стимул для дальнейших исследований этой интересной и важной группы растений.

Главный ботанический сад АН СССР

СОДЕРЖАНИЕ

ИНТРОДУКЦИЯ И АККЛИМАТИЗАЦИЯ

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР . . 3

Л. П. Тропина. Экспозиция малораспространенных овощных растений в Центральном сибирском ботаническом саду 8

Е. Ф. Петрова. Фенология сигезбекии восточной в Краснодарском крае 12

Л. П. Вавилова. Фенология ароидных в Москве 17

М. Г. Шихэмиров. Интродукция орехоплодных в горном Дагестане . . 23

Ю. Н. Горбунов. О биоморфологии некоторых кавказских видов валерианы в связи с их интродукцией 26

СИСТЕМАТИКА И ФЛОРИСТИКА

В. Н. Ворошилов. К флоре советского Дальнего Востока (дополнение IV) 34

В. И. Авдеев. Материалы к ботанико-географической характеристике облепихи Горно-Бадахшанской автономной области 37

Е. Е. Гогина. О таксономическом значении опушенности листьев у представителей рода Thymus 42

А. А. Нечаев. Флористические находки с хребта Эзоп (Северное Приамурье) 49

И. А. Смирнов. О систематическом положении *Ulmus pinnato-ramosa* Dieck ex Koehne и русском названии *U. pumila* L. 54

В. М. Урусов, В. А. Недолужко. Клен Комарова на юге Приморья . . . 59

А. Б. Мельникова. Новые и редкие виды флоры Хехцира 63

АНАТОМИЯ, ЦИТОЛОГИЯ, ЭМБРИОЛОГИЯ

М. Н. Талиева, Г. Г. Фурст, Г. Н. Мишина, Г. А. Ехунова. Анатомо-гистохимические особенности сортов ириса, различающихся по устойчивости к фузариозу 67

С. А. Туманян. Развитие и структура семенной кожуры ирги колосистой 76

С. А. Снежкова. К анатомической характеристике древесины боярышников Приморья 79

М. А. Бескаравайная, М. И. Дьякова, Т. П. Сахарова. Цитологическое изучение представителей рода Clematis L. 81

Г. С. Романова. Эмбриология индуцированного апомиксиса у Ficus L. . . 84

Г. Б. Родионова. Развитие женских эмбриональных структур, эндосперма и зародыша у свербиги восточной 90

П. О. Драгневич. О характере течения эмбриональных процессов при гибридизации тетраплоидной ржи с пыреем сизым 96

ГЕНЕТИКА

В. С. Нижников. Межвидовая гибридизация как метод интродукции субтропических видов груши в ЦЧО 102

Т. С. Василенко, Ю. А. Волчков, |*И. М. Ряднова*|, *Н. Л. Зароченцева.* Анализ изменчивости морфологических признаков в семенном потомстве ореха 'Идеал' 107

ИНФОРМАЦИЯ

Е. Е. Гогина, Е. Ф. Молчанов. Международная конференция, посвященная роли ботанических садов в сохранении редких и исчезающих растений 111

КРИТИКА И БИБЛИОГРАФИЯ

В. А. Поддубная-Арнольди, Г. Е. Капинос. О книге Э. С. Терехина «Паразитные цветковые растения» 114

Бюллетень Главного ботанического сада

Выпуск 113

Утверждено к печати
Главным ботаническим садом Академии наук СССР

Редактор издательства *Т. И. Белова*
Технический редактор *О. Г. Ульянова*, Корректор *Ю. Л. Косорыгин*

ИБ № 16134

Сдано в набор 12.03.79. Подписано к печати 05.07.79. Т-13601. Формат 70×108[1]/16
Бумага типографская № 2 Гарнитура обыкновенная Печать высокая Усл. печ. л. 10,5 Уч.-изд.
Тираж 1600 экз. Тип. Зак. 1725 Цена 1 р. 70 к.

Издательство «Наука» 117864 ГСП-7, Москва, В-485, Профсоюзная ул., 90
2-я типография издательства «Наука» 121099, Москва, Г-99, Шубинский пер., 10

УДК 581.543:58.002/006

Методика фенологических наблюдений в ботанических садах СССР.— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Приводится сокращенный текст методики фенологических наблюдений за травянистыми и древесными растениями, изданной в 1975 г. Советом ботанических садов СССР в виде отдельной брошюры, ставшей в настоящее время библиографической редкостью.
Библиогр. 11 назв.

УДК 635.5:58.006 (571.14)

Тропина Л. П. **Экспозиция малораспространенных овощных растений в Центральном сибирском ботаническом саду.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Излагаются принципы и схема построения экспозиции зеленых (салатных) растений; приводится список видов и сортов этих растений, культивируемых в ботаническом саду.
Библиогр. 14 назв.

УДК 581.543:582.998(471.62)

Петрова Е. Ф. **Фенология сигезбекии восточной в Краснодарском крае.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Сигезбекия восточная — перспективное растение, обладающее противоопухолевой активностью. В условиях Краснодарского края изучена фенология этого интересного растения. Установлено, что на прохождение фенофаз влияют два основных метеорологических фактора — температура воздуха и осадки. В первой половине вегетации растений решающим фактором является влагообеспеченность, а во второй (от момента бутонизации) — температура воздуха.
Сигезбекия неприхотлива, дает большую сырьевую массу и при необходимости может быть успешно введена в культуру.
Табл. 1, ил. 1, библиогр. 7 назв.

УДК 581.543:582.547.1(47 + 57—25)

Вавилова Л. П. **Фенология ароидных в Москве.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Приводятся данные о сезонном ритме роста и развития 11 видов семейства ароидных флоры СССР. Установлено, что они принадлежат к трем феноритмотипам и отличаются по срокам цветения. Исследованные виды рекомендуются для использования в озеленении как новые и оригинальные растения.
Табл. 1, ил. 2, библиогр. 6 назв.

УДК 631.529:634.5(471.67)

Шихэмиров М. Г. **Интродукция орехоплодных в горном Дагестане.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Приведены некоторые данные по интродукции ореха грецкого и фундука в горном Дагестане, описаны особенности выращивания посадочного материала, сезонного роста и развития орехоплодных в горах.
Табл. 1.

УДК 631.529:581.4:582.975

Горбунов Ю. Н. **О биоморфологии некоторых кавказских видов валерианы в связи с их интродукцией.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Представлены данные изучения 5 кавказских видов валерианы. Обсуждаются экологические особенности произрастания растений в естественных условиях, биология прорастания семян, отдельные фазы онтогенеза, возможности вегетативного размножения в условиях культуры. При изучении чисел хромосом обнаружены полиплоидные виды, являющиеся более перспективными для интродукции, чем диплоидные. Изученные виды относятся к трем жизненным реформам.
Табл. 2, ил. 2, библиогр. 17 назв.

УДК 581.9(571.6)

Ворошилов В. Н. **К флоре советского Дальнего Востока (дополнение IV).**— В кн. Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Упоминается 32 вида растений, представляющих собой по большей части новинки для флоры советского Дальнего Востока (иногда и для флоры СССР); по ряду видов приводятся новые местонахождения, а также критические замечания.

УДК 581.9:582.866(575.32)

Авдеев В. И. **Материалы к ботанико-географической характеристике облепихи Горно Бадахшанской автономной области.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М. Наука, 1979, вып. 113.

Приводятся данные о произрастании в пределах Горно-Бадахшанской автономной области ТаджССР облепихи крушиновой. Впервые описаны два признака, свойственные этому виду многочешуйчатость почек и дицикличность брахибластов. Кроме того, западнопамирской облепихе свойственна эрекоидность листьев, выраженная в различной степени.
Ил. 2, библиогр. 12 назв.

УДК 582.949.2

Г о г и н а Е. Е. **О таксономическом значении опушенности листьев у представителей рода Thymus.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Отмечено совместное произрастание гололистных и опушенных форм в природных популяциях нескольких видов Thymus и их выщепление в семенном потомстве каждой формы. Изучение этого характерного для рода типа изменчивости на примере *T. podolicus* Klok. et Schost. показало, что наличие опушения является доминантным, а его отсутствие — рецессивным признаком. Обнаружены и переходные формы, которые имеют пониженную выживаемость. Установлена обратная сопряженность признака опушенности с мощностью вегетативного развития растений и, по-видимому, положительная — с семенной продуктивностью. Сделан вывод, что различные по опушению формы представляют собой пример внутрипопуляционного полиморфизма и не могут рассматриваться в качестве самостоятельных видов. Название *T. amictus* Klok. должно быть отнесено поэтому к числу синонимов *T. podolicus*.
Табл. 4, библиогр. 13 назв.

УДК 581.9(571.6)

Н е ч а е в А. А. **Флористические находки с хребта Эзоп (Северное Приамурье).**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Приведен список 42 наиболее интересных видов, найденных на хребте Эзоп и горном узле Эзоп — Дуссе-Алинь — Ям-Алинь. Из них 39 видов являются аборигенными и 3—адвентивными. Впервые приводятся: для Дальнего Востока — *Stellaria neglecta*, *Ribes acidum*, *Rhinanthus vernalis*; для материковой части Дальнего Востока — *Juncus articulatus*; для южной части Дальнего Востока — *Juncus nodulosus*, *Ranunculus borealis*, *Artemisia leucophylla*; для юга материковой части Дальнего Востока — *Cassiope lycopodioides*,; для Приамурья — *Rubus komarovii*, *Solidago spiraeifolia*; для Нижнего Приамурья — *Ligularia sibirica*. Указываются или дополняются северные, южные, восточные и западные пределы распространения ряда видов. Для некоторых эндемичных и редких видов отмечены новые местонахождения.
Библиогр. 18 назв.

УДК 582.635.1

С м и р н о в И. А. **О систематическом положении Ulmus pinnato-ramosa Dieck. ex Koehne и русском названии U. pumila L.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

На экспериментальном материале показано отсутствие различий между *U. pumila* L. и *U. pinnato-ramosa* Dieck. ex Koehne. Предлагается оставить за *U. pumila* русское название «вяз приземистый».
Табл. 2, библиогр. 13 назв.

УДК 581.9(571.63)

У р у с о в В. М., Н е д о л у ж к о В. А. **Клен Комарова на юге Приморья.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Сделан вывод о викарности клена Комарова и клена Чоноски. Рассмотрены современная роль и ценотическая приуроченность клена Комарова в Приморье, состояние его возобновления и тенденция численности вида в различных группах ассоциаций. Отмечен рост участия вида в лесах заповедника «Кедровая падь», синхронный увеличению доли других растений, требовательных к влажности воздуха.
Табл. 1, библиогр. 7 назв.

УДК 581.9(571.6)

М е л ь н и к о в а А. Б. **Новые и редкие виды флоры Хехцира.**—В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

В 1972—1976 гг. на территории Большехехцирского заповедника выявлено 44 вида новых и редких вида для флоры Среднего Амура; один из них новый вид — для флоры Дальнего Востока.
Библиогр. 7 назв.

УДК 632.4:633.815:581.8

Т а л и е в а М. Н., Ф у р с т Г. Г., М и ш и н а Г. Н., Е х у н о в а Г. А. **Анатомо-гистохимические особенности сортов ириса, различающихся по устойчивости к фузариозу.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Проведено анатомо-гистохимическое исследование группы сортов ириса с различной степенью устойчивости к фузариозу. Установлен комплекс признаков, характеризующий устойчивые и восприимчивые сорта. Изучены защитные реакции растений к фузариозной инфекции и обсуждаются факторы устойчивости к этому заболеванию.
Табл. 2, ил. 2, библиогр. 10 назв.

УДК 581.321.1—148:582.734

Т у м а н я н С. А. **Развитие и структура семенной кожуры у ирги колосистой.**— В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Показано, что спермодерма у ирги колосистой развивается из обоих интегументов семязачатка, но в зрелой семенной кожуре она представлена в основном дериватами наружного интегумента. Развитие семенной кожуры завершается во второй половине июля, значительно раньше, чем у других яблоневых.
Ил. 2, библиогр. 5 назв.

УДК 582.734—1.844(571.63)

Снежкова С. А. **К анатомической характеристике древесины боярышников Приморья.** — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Описано анатомическое строение древесины двух видов боярышников, распространенных в Приморском крае: *Crataegus pinnatifida*, *C. maximowiczii*. Отмечается большое сходство в строении древесины этих видов; различия имеются в высоте многорядных лучей — более высокие лучи, до 40 клеток в высоту, имеет *C. maximowiczii*, более низкие — *C. pinnatifida* (до 25 клеток).
Библиогр. 8 назв.

УДК 576.35:582.675.1

Бескаравайная М. А., Дьякова М. И., Сахарова Т. П. **Цитологическое изучение представителей рода Clematis L.** — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Установлены числа хромосом у растений четырех видов клематиса из ряда Orientales Prantl., культивируемых в Государственном Никитском ботаническом саду.
Установлено, что растения *C. orientalis* L., выращенные из семян, полученных из разных мест, различаются между собой по фенотипу и числу хромосом. Растение № 983 выделяется нами как *C. orientalis* L. f. *crassisepala* hort, а растения № 416, 937, 1006 и 1206, одинаковые по фенотипу, с $2n = 32$, как *C.* × *orientalis amphydiploid*. Возможно, что последняя форма является гибридом между *C. orientalis* и *C. tangutica*, а их полиплоидность — результатом образования нередуцированных гамет *C. tangutica* (Maxim.) Korsh., *C. glauca* Willd., *C. serratifolia* Rehd. имеют $2n = 16$.
Число хромосом и морфология у *C. glauca* × *C. orientalis amphydiploid*. изучены нами впервые.
Ил. 2, библиогр. 6 назв.

УДК 581.3:582.635.3

Романова Г. С. **Эмбриология индуцированного апомиксиса у *Ficus L.*** — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Изучены типы индуцированного апомиксиса у *Ficus carica* L., *Ficus afganistanica* Warb. под воздействием пыльцы *Lilium candidum* L. и физиологически активных веществ (амид α-НУК и АТФ). У обоих видов установлен диплоидный партеногенез и апогамия. У *F. afganistanica* Warb. отмечены единичные случаи нуцеллярной эмбрионии. АТФ стимулирует развитие семян у *F. carica* L., амид α-НУК — у *F. afganistanica*. Низкий процент образования апомиктичных семян у *F. afganistanica* обусловлен нарушениями в строении зародышевых мешков.
Ил. 5, библиогр. 9 назв.

УДК 581.3:582.683.2

Родионова Г. Б. **Развитие женских эмбриональных структур, эндосперма и зародыша у свербиги восточной.** — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Изложены результаты эмбриологического исследования свербиги восточной — *Bunias orientalis* L. (*Cruciferae* Juss.). Показано, что развитие семяпочки протекает так же, как у Biscutella и Hesperis. Ко времени окончательной дифференцировки зародышевого мешка у свербиги формируется двупокровная анакампилотропная семяпочка, которая после оплодотворения становится анаамфитропной. Таким образом, в основных признаках эмбриологического развития свербига проявляет сходство с другими крестоцветными, что подтверждает однородность обсуждаемого семейства.
Ил. 4, библиогр. 8 назв.

УДК 581.3:575.12:582.542

Драгневич П. О. **О характере течения эмбриональных процессов при гибридизации тетраплоидной ржи с пыреем сизым.** — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Изучали рост пыльцевых трубок пырея сизого на рыльцах тетраплоидной ржи, развитие зародыша и эндосперма в гибридной зерновке. Установлено, что основной причиной, препятствующей образованию гибридных зерновок, является ранняя дегенерация эндосперма. Высказывается предположение о возможности культивирования зародышей на искусственной питательной среде для получения гибридов в рассматриваемой комбинации скрещивания.
Ил. 4, библиогр. 9 назв.

УДК 575.12:582.734.3(471.32)

Нижников В. С. **Межвидовая гибридизация как метод интродукции субтропических видов груши в ЦЧО.** — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

Проведены скрещивания в комбинациях *Pyrus communis* L. × *P. Regelii* Rehd., *P. communis* × *P. pashia* Ham., *P. ussuriensis* Maxim. × *P. Regelii*, *P. ussuriensis* × *P. pashia*.
От первых трех комбинаций выращено большое количество трехлетних сеянцев; от четвертой семян не образовалось. На основе анализа скрещиваемости и наследования морфологических признаков делается вывод о филогенетическом положении этих видов.
Таблица, ил. 2, библиогр. 16 назв.

УДК 575.12:634.511

Василенко Т. С., Волчков Ю. А., Ряднова И. М., Зароченцева Н. Л. **Анализ изменчивости морфологических признаков в семенном потомстве ореха 'Идеал'.** — В кн.: Бюллетень Главного ботанического сада. М.: Наука, 1979, вып. 113.

На основании данных генетико-статистического анализа признаков семенного потомства сделано предположение о мутационном происхождении ореха грецкого 'Идеал'. К числу плейотропных эффектов мутации относится вторичное цветение, скороплодность и значительное уменьшение величины дерева.
Табл. 2, ил. 1, библиогр. 4 назв.